ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 81

6

ИЮНЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1996

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, М. Ф. Данилова,
Т. В. Егорова, С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, В. Н. Тихомиров,
Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*),
K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, V. N. Tikhomirov,
B. A. Yurtsev, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон),
Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург),
Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев),
Х. Х. Трасс (Тарту), С. С. Харкевич (Владивосток)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian
(Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London),
R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), S. S. Kharkevich (Vladivostok),
L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *И. А. Крайнева* и *М. К. Одинокова*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

ЛР № 020297 от 27.11.91 г. Подписано к печати 15.07.96. Формат 70 x 100 1/16.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.0. Уч.-изд. л. 14.20. Тираж 768 экз. Тип. зак. № 87. С 1425

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал». Тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

© Коллектив авторов

УДК 582.264.14 : 576.3

© А. Г. Десницкий

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЕХАНИЗМОВ КЛЕТОЧНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ В РОДЕ *VOLVOX* (*CHLOROPHYTA, VOLVOCALES*)

A. G. DESNITSKI. COMPARATIVE ANALYSIS OF CELL DIFFERENTIATION MECHANISMS IN THE GENUS *VOLVOX* (*CHLOROPHYTA, VOLVOCALES*)

Представлен обзор литературных данных о морфологических особенностях и дифференциации на 2 типа клеток в ходе бесполого цикла развития у разных видов и секций рода *Volvox*. Рассмотрены генетические, молекулярные и другие экспериментальные исследования механизмов развития репродуктивных и соматических клеток у *Volvox carteri* и *V. obversus*. Обсуждаются современные концепции эволюции клеточной дифференциации у ценобиальных вольвоксовых водорослей.

Вольвокс дает возможность изучать развитие и клеточную дифференциацию в системе, состоящей всего из клеток 2 типов — соматических и репродуктивных.

Бесполый ценобий вольвокса содержит несколько сотен или тысяч двужгутиковых соматических клеток 5—9 мкм в диам. Эти клетки не способны делиться, они стареют и отмирают. Бесполые репродуктивные клетки (гонидии), число которых у большинства видов рода *Volvox* (L.) Ehr. обычно не превышает 8—16, отличаются от соматических более крупными размерами (15—90 мкм в диам. в зависимости от вида) и в результате серии последовательных делений формируют дочерние ценобии. Наличие соматических клеток со жгутиками обеспечивает подвижность ценобия вольвокса в течение всего цикла бесполого развития (Десницкий, 1983; Bell, 1985; Koufopanou, 1994). Это, несомненно, является важным преимуществом перед многими более просто организованными *Volvocales* (например, *Pandorina morum* Bory, *Gonium pectorale* Müller, *Eudorina elegans* Ehr., *Yamagishiella unicocca* Nozaki), которые не имеют специализированных соматических клеток и в процессе клеточных делений становятся временно неподвижными (см., например: Bold, Wynne, 1978).

Род *Volvox* включает в себя 18 видов, распределенных по 4 таксономическим секциям (см.: Smith, 1944; Десницкий, 1991). Закономерности морфологической дифференциации репродуктивных клеток в ходе бесполого развития существенно различаются у разных видов вольвокса. Механизмы дифференциации экспериментально изучали лишь у немногих видов (главным образом у *V. carteri* Stein f. *nagariensis* Iyengar). Это, однако, не помешало созданию концепций эволюции клеточной дифференциации у вольвокса (Kirk, 1988, 1994; Schmitt et al., 1992; Kirk et al., 1993).

В настоящей статье рассматриваются особенности дифференциации клеток в ходе бесполого развития у разных представителей рода *Volvox* (сравнительные аспекты и регуляторные механизмы); критически обсуждается эволюция клеточной дифференциации. Следует отметить, что закономерности перехода к половому размножению у различных видов вольвокса в этой работе не рассматриваются (см. обзоры: Starr, 1970a; Kochert, 1975; Kirk, Harper, 1986; Десницкий, 1991; Schmitt et al., 1992).

Сравнительная характеристика особенностей дифференциации клеток

Секция *Merrillosphaera* (Shaw) Printz состоит из 7 видов. В литературе отмечается (Smith, 1944; Ransick, 1993), что в целом она отличается от 3 других секций рода *Volvox* более ранней дифференциацией репродуктивных клеток. Самыми характерными в этом отношении являются *V. carteri* Stein и *V. obversus* (Shaw) Printz.

Вид *V. carteri,* согласно современным представлениям (Nozaki, 1988), может быть подразделен на 6 внутривидовых таксонов. Наиболее обстоятельно исследован бесполый цикл развития *V. carteri* f. *nagariensis* (Starr, 1970a; Kirk, Harper, 1986). У формирующегося молодого ценобия в процессе перехода от 32-клеточной стадии к 64-клеточной передние 16 клеток подвергаются неравному (асимметричному) делению на 16 крупных и 16 мелких клеток. Последние (так же как и задние клетки молодого ценобия) претерпевают еще 5—6 симметричных делений и превращаются в соматические клетки. Каждая из 16 крупных клеток осуществляет еще 1—3 неравных деления на мелкие и крупные клетки; мелкие клетки делятся еще несколько раз и также становятся соматическими, а крупные клетки (presumptive gonidia) больше не делятся. Молодые гонидии первоначально имеют около 13 мкм в диам., а соматические клетки — около 2 мкм. В результате инверсии гонидии оказываются в задней половине молодого ценобия и по окончании цикла развития достигают 50—90 мкм в диам., соматические клетки по завершении терминальной дифференциации в процессе старения имеют 5—6 мкм в диам.

Бесполое развитие у *V. carteri* f. *weismannia* (Powers) Iyengar отличается от такового у *V. carteri* f. *nagariensis* тем, что дифференциация формирующегося ценобия происходит несколько раньше — при переходе от 16-клеточной стадии к 32-клеточной (Kochert, 1968, 1975).

У *V. obversus* (Karn et al., 1974) дифференциация соматических и репродуктивных клеток начинается при переходе от 16-клеточной стадии к 32-клеточной. Однако, по последним данным (Ransick, 1991, 1993), у водорослей этого вида неравное деление происходит еще раньше — при переходе от 8-клеточной стадии к 16-клеточной. Другой особенностью *V. obversus* является то, что у него (в отличие от *V. carteri*) крупные и мелкие клетки после своего формирования претерпевают одинаковое число делений (обычно по 5—6). При этом все деления крупных клеток являются асимметричными (Ransick, 1991, 1993).

К сожалению, особенности дифференциации клеток у *V. africanus* West изучены недостаточно (Starr, 1971; Ransick, 1993). Необходимо тщательно исследовать процесс бесполого развития этого вида вольвокса.

W. Vande Berg и R. Starr (1971) установили, что у *V. gigas* Pocock гонидии становятся крупнее соматических клеток непосредственно после завершения серии делений (перед инверсией), а у *V. powersii* (Shaw) Printz — позднее, только после освобождения молодого ценобия из родительского.

Согласно обстоятельному исследованию G. Ireland и S. Hawkins (1981), у *V. tertius* Meyer различия между гонидиями и соматическими клетками появляются через некоторое время после инверсии. Таким образом, утверждение A. Ransick (1993) о том, что у этого вида вольвокса молодые гонидии можно различить уже на стадии инверсии, представляется сомнительным.

Не до конца выяснены закономерности клеточной дифференциации у *V. spermatosphaera* Powers. В работе Starr (1970b : 238, рис. 18, 19) показано, что гонидии начинают различаться в период между инверсией и освобождением молодого ценобия из родительского. Однако, по данным Ransick (1993 : 56, рис. 1c), гонидии морфологически дифференцируются лишь после освобождения молодого ценобия.

Завершая рассмотрение морфологических особенностей дифференциации репродуктивных клеток у видов секции *Merrillosphaera,* отметим, что на основании этого критерия *V. carteri* и *V. obversus* считаются прогрессивными в эволюционном отношении видами вольвокса (Karn et al., 1974; Kirk et al., 1993). Однако неоднократно подчеркивалось (Vande Berg, Starr, 1971; Kirk et al., 1993), что *V. powersii* является наиболее примитивным представителем рода *Volvox* и имеет ряд общих черт с *Pleodorina californica* Shaw. В связи с этим уместно отметить, что у *P. californica* морфологические различия между гонидиями и соматическими клетками становятся заметными (как и у *Volvox powersii*) только после выхода молодого ценобия из родительского (Goldstein, 1964; Kikuchi, 1978).

Секция *Janetosphaera* (Shaw) Printz состоит из 2 видов, особенности бесполого развития которых достаточно подробно изучены. У *V. aureus* Ehr. (Darden, 1966) и *V. pocockiae* Starr (Starr, 1970b) гонидии начинают морфологически отличаться от соматических клеток после инверсии и до выхода молодого ценобия из родительского. -

Секция *Copelandosphaera* (Shaw) Printz включает в себя только 1 вид — *V. dissipatrix* (Shaw) Printz. G. Smith (1944) предполагал, что у видов этой секции (так же как и у видов секции *Janetosphaera*) гонидии дифференцируются после инверсии и до выхода молодого ценобия из родительского. Следует отметить, что *V. dissipatrix* остается до настоящего времени чрезвычайно слабо изученным видом. Необходимо тщательно исследовать процесс бесполого развития этого вида вольвокса в условиях культуры.

Секция *Euvolvox* Printz состоит из 8 видов. Smith (1944) отмечал, что для видов данной секции характерна очень поздняя дифференциация репродуктивных клеток в ходе бесполого развития: гонидии начинают различаться только после выхода молодого ценобия из родительского. Однако в это положение необходимо внести некоторые уточнения. Согласно исследованиям, проведенным на лабораторных культурах *V. rousseletii* West (McCracken, Starr, 1970) и *V. capensis* Rich et Pocock (Miller, Starr, 1981), а также на материале из природных популяций обоих видов (Pocock, 1933), у *V. rousseletii* гонидии морфологически отличаются от соматических клеток вскоре после инверсии, а у *V. capensis* еще раньше — перед последним клеточным делением.

У *V. globator* (L.) Ehr. гонидии действительно дифференцируются лишь после освобождения молодого ценобия из родительского (Дедусенко-Щеголева и др., 1959). Однако необходимо подчеркнуть, что у остальных видов секции *Euvolvox* (*V. amboensis* Rich et Pocock, *V. barberi* Shaw, *V. merrillii* Shaw, *V. perglobator* Powers и *V. prolificus* Iyengar) до сих пор чрезвычайно слабо изучены морфологические особенности в процессе бесполого развития.

Механизмы клеточной дифференциации

Впервые механизм дифференциации клеток исследовали G. Kochert и I. Yates (1970). В их опытах гонидии *V. carteri* f. *weismannia* были подвергнуты унилатеральному (одностороннему) облучению ультрафиолетовыми лучами. Было установлено, что в следующем поколении развивались ценобии с уменьшенным числом репродуктивных клеток. Однако доказать, что гонидии не образовались именно на той стороне ценобия, которая подвергалась облучению, было невозможно. Тем не менее было сделано предположение (Kochert, Yates, 1970; Kochert, 1975), что дифференциация на соматические и репродуктивные клетки происходит вследствие неравномерного распределения каких-то морфогенетических детерминант в цитоплазме зрелого гонидия. На такую интерпретацию опытов, несомненно, повлияли широко известные факты о наличии в яйцеклетках и зародышах многих животных так называемой «зародышевой плазмы», чувствительной к облучению ультрафиолетовыми лучами и необходимой для развития репродуктивных клеток (Дэвидсон, 1972; Gilbert, 1991).

Представления Kochert и Yates (1970) не получили широкого признания. Впоследствии неоднократно предлагались различные варианты гипотетической модели контроля последовательных делений гонидия у *V. carteri* f. *nagariensis* (Sumper, 1979;

Jaenicke, Gilles, 1985). Предполагалось, что в процесс формирования соматических и репродуктивных клеток следующей генерации каким-то образом вовлечены мембранные белки, обусловливающие межклеточные контакты. Однако эти идеи также экспериментально не подтверждены.

Принципиально иначе к анализу механизмов дифференциации клеток вольвокса подошел M. Pall (1975). Этот автор описал у *V. carteri* f. *nagariensis* 3 мутантные линии (сходные друг с другом по фенотипу), которые он назвал мутантами *pcd* («premature cessation of division» — преждевременное прекращение делений). В этих линиях гонидии делились только 5—7 раз (вместо обычных 11—12), формируя в результате дочерние организмы с сильно уменьшенным числом клеток, но более крупного размера, чем в нормальных молодых ценобиях после завершения серии делений. При созревании мутантных ценобиев часто подавляющее большинство клеток (против <1 % клеток у нормальных организмов) дифференцируется как гонидии. Pall (1975) сделал вывод, что единственным фактором, определяющим специфическую дифференциацию клеток формирующегося ценобия при нормальном развитии *V. carteri* f. *nagariensis*, является их размер. Все клетки, достигающие в конце серии делений 8 мкм в диам. или более, становятся гонидиями (независимо от их положения в ценобии), а все клетки менее 8 мкм в диам. дифференцируются как соматические. Напомним, что в норме формирующиеся гонидии в конце серии делений имеют размер около 13 мкм в диам., а молодые соматические клетки — около 2 мкм.

Впоследствии сходные мутанты *V. carteri* f. *nagariensis* были получены также и в лаборатории D. Kirk, хотя этот автор первоначально скептически относился к «количественной» гипотезе M. Pall о механизмах клеточной дифференциации (Kirk, Harper, 1986). Однако в результате последних исследований (Kirk et al., 1993) были полностью подтверждены представления Pall о роли размера клеток формирующегося ценобия для их дальнейшей судьбы. В частности, были поставлены опыты с использованием теплового шока (сначала 40 мин при 42.5 °С, а затем 20 мин при 45 °С; стандартная температура культивирования была 32 °С), который приводит к преждевременному прерыванию серии делений. Так же как у мутантов *pcd*, клетки формирующегося ценобия оказывались значительно крупнее, чем в норме. Все клетки, имевшие 8 мкм в диам. или более, дифференцировались как гонидии, причем гонидии развивались в любой части молодого ценобия (а не только в передней части до инверсии или в задней после инверсии, как это происходит в норме). Наконец, искусственно, микрохирургическим путем, получали клетки с увеличенным количеством цитоплазмы в задней части еще не претерпевшего инверсии ценобия (где в норме развиваются только соматические клетки). Эти крупные клетки также дифференцировались как гонидии (Kirk et al., 1993).

Несколько иные данные получил Ransick (1991, 1993) в микрохирургических экспериментах на *V. obversus* — другом виде, характеризующемся ранней дифференциацией соматических и репродуктивных клеток. Критическим размером, необходимым для дифференциации гонидий, также является диаметр клетки около 8 мкм в конце серии делений. Однако в данном случае для дифференциации репродуктивных клеток необходима еще и цитоплазма из передней части родительского гонидия. Экспериментально созданные крупные клетки, содержащие цитоплазму только из задней части родительского гонидия, дифференцируются, несмотря на свой размер, в соматические клетки.

На основании полученных результатов исследования *V. carteri* f. *nagariensis* и *V. obversus* была разработана концепция эволюционных тенденций, касающихся механизмов дифференциации соматических и репродуктивных клеток у *Volvox* (Schmitt et al., 1992; Kirk et al., 1993; Kirk, 1994). У большинства видов вольвокса (и у *Pleodorina californica*) решающую роль в механизмах дифференциации на соматические и репродуктивные клетки в ходе бесполого развития играет примитивный регуляторный механизм — неравномерное распределение цитоплазматических детерминант в зрелом гонидии (по типу «зародышевой плазмы» многих животных). У более продвинутого в эволюционном отношении *V. obversus* наряду со специфическими цитоплазматическими факторами имеет значение и размер клетки в конце серии делений. Самым продвинутым в эволюционном плане считается способ формирования репродуктивных клеток у *V. carteri* f. *nagariensis*, где нет цитоплазматических детерминант и все определяется размером клетки (Kirk et al., 1993). К сожалению, весьма уязвимым местом этой концепции является то обстоятельство, что механизмы дифференциации экспериментально исследованы лишь у 2 видов, а остальные виды в этом отношении совершенно не изучены. Представляется интересным проведение экспериментального анализа механизмов дифференциации клеток у других представителей рода *Volvox* (прежде всего из секции *Merrillosphaera*).

Перейдем к рассмотрению молекулярно-генетических аспектов дифференциации клеток у вольвокса. К сожалению, оно ограничивается анализом результатов исследований *V. carteri* f. *nagariensis*. Около 25 лет назад Starr (1970a) изолировал мутантные линии, у которых после формирования типичного бесполого ценобия соматические клетки увеличивались в размерах, редифференцировались в гонидии, претерпевали серию делений и давали начало новым ценобиям.

В течение последних лет эта группа мутаций, получивших название *reg* (Starr первоначально называл их «somatic regenerator»), стала предметом специального изучения (Huskey, Griffin, 1979; Kirk, Harper, 1986; Kirk, 1988, 1994; Schmitt et al., 1992, и др.). В частности, было показано, что локус *regA* активен в соматических клетках, которые претерпевают терминальную дифференциацию, старение и смерть, но не экспрессируется в гонидиях. В данных о термочувствительных мутантах *reg* предполагается, что локус *regA* оказывает действие непосредственно после того, как в ходе серии делений сформированы молодые соматические клетки. По-видимому, этот локус регулирует дифференциацию соматических клеток дикого типа путем подавления специфической активности ряда генов, необходимых для дифференциации репродуктивных клеток.

Следует отметить, что спонтанная мутация *reg* была обнаружена также и у *V. gigas* (Dixon, Starr, 1984). У других видов *Volvox* мутанты такого типа до сих пор не обнаружены.

Сравнительно недавно были описаны еще 2 категории мутаций, которые также приводят к нарушению регуляции процессов дифференциации соматических и репродуктивных клеток у *V. carteri* f. *nagariensis* (Kirk, Harper, 1986; Kirk, 1988, 1994). У мутантов *gls*$^-$ («gonidialess») при переходе от 32-клеточной стадии к 64-клеточной нет асимметричного деления и не формируются гонидии: следовательно, образуются ценобии, состоящие только из соматических клеток. Такие мутации, разумеется, летальны (исключение составляют случаи, происходящие на фоне *regA*$^-$). У двойного мутанта *gls*$^-$/*regA*$^-$ нет асимметричного клеточного деления в ходе формирования молодого ценобия; все клетки сначала соматические, а затем репродуктивные, что напоминает примитивные ценобиальные организмы сем. *Volvocaceae* (например, *Eudorina* Ehr.). Наконец, группа мутаций *lag* («late gonidia») является в определенном смысле противоположной мутациям *reg*. У линий *lag*$^-$ асимметричное деление на крупные и мелкие клетки проходит нормально (при формировании 64-клеточной стадии). Однако крупные клетки (так же как и мелкие) делятся еще 5—6 раз; после завершения серии делений они вначале дифференцируются как крупные соматические клетки и только после этого редифференцируются как гонидии. В ходе развития организма дикого типа локус *lag*, по-видимому, подавляет специфическую экспрессию генов, контролирующих дифференциацию соматических клеток (Kirk, 1994).

В будущем, несомненно, удастся идентифицировать и другие локусы, отвечающие за дифференциацию клеток у вольвокса на 2 типа. Тем не менее на основании уже имеющихся генетических данных была предпринята попытка построить формальную модель становления многоклеточности (Kirk, 1988). Предполагается, что появление в геноме вольвоксовых 3 регуляторных локусов (*regA*, *gls* и *lag*) стало необходимой предпосылкой для эволюции от колониального состояния с плюрипотентными клетками к многоклеточному состоянию с разделением труда между 2 специализированными типами клеток.

В лаборатории Kirk начаты исследования по молекулярному клонированию, секвенированию и дальнейшему изучению генов *regA*, *gls* и *lag*, а также проводится работа по исследованию ряда других генов, специфически активных в разных типах клеток *V. carteri* f. *nagariensis*. В частности, были идентифицированы и клонированы 31 кДНК, 19 из которых специфически экспрессируются в гонидиях, 12 — в соматических клетках (Tam, Kirk, 1991a). При помощи метода молекулярной гибридизации нуклеиновых кислот (так называемый «Northern analysis») было показано (Tam, Kirk, 1991b), что для двойного мутанта *gls*$^-$/*regA*$^-$ на начальных этапах развития характерен высокий уровень аккумуляции специфических транскриптов соматического типа. Затем по мере редифференциации соматических клеток в гонидии соматические транскрипты деградируют и резко повышается уровень транскриптов гонидиального типа.

Как считают L.-W. Tam и D. Kirk (1991b), полученные молекулярные данные убедительно свидетельствуют о правильности гипотезы о возникновении многоклеточности (Kirk, 1988), обоснованной исключительно морфологическими особенностями мутантных линий. В частности, Tam и Kirk (1991b) предполагают, что у колониальных организмов сем. *Volvocaceae* с анцестральной программой онтогенетического развития (характерной и для *Eudorina*) каждая клетка, так же как у двойного мутанта *gls* /*regA*$^-$, сначала экспрессирует гены, контролирующие соматические функции, а затем гены, контролирующие репродукцию (бесполое размножение). Однако, по нашему мнению, согласно гипотезе (Kirk, 1988), объясняются скорее молекулярно-генетические механизмы развития и дифференциации клеток у *V. carteri* f. *nagariensis*, а не феномен возникновения многоклеточности у ценобиальных вольвоксовых водорослей.

Несомненный интерес представляет новейшая концепция Kirk (1994) о последовательности появления в геноме ценобиальных вольвоксовых водорослей регуляторных генов *gls*, *regA* и *lag*. Предполагается (на основе хорошо известных данных по общей морфологии бесполых ценобиев), что эти гены не характерны для водорослей родов *Eudorina* и *Pandorina* Bory, а ген *regA*, по-видимому, впервые появляется у представителей рода *Pleodorina* Shaw. У большей части видов рода *Volvox*, вероятно, тоже имеется только ген *regA*. На следующей ступени эволюции (при наличии не только гена *regA*, но и гена *lag*) находились бы виды вольвокса, характеризующиеся тем, что у них молодые гонидии непосредственно после своего формирования отличаются от молодых соматических клеток отсутствием жгутиков (но не размерами). Kirk (1994) предполагает, что в качестве таких видов можно рассматривать *V. gigas* и *V. tertius*. Наконец, у 2 наиболее продвинутых в эволюционном отношении видов секции *Merrillosphaera* — *V. obversus* и *V. carteri* — появляется также и ген *gls*. В ходе бесполого развития этих видов вольвокса сначала ген *gls* действует так, что вызывает асимметричные деления на крупные и мелкие клетки. Затем в крупных клетках происходит активация целого набора локусов *lag*, которые подавляют экспрессию соматических генов, а в мелких клетках становится активным локус *regA*, который подавляет экспрессию гонидиальных генов.

Не возражая против этой концепции в целом, я хотел бы сделать некоторые критические замечания. Во-первых, соматическая дифференциация (формирование небольшого количества мелких соматических клеток, не участвующих в процессе бесполого размножения) наблюдается в определенных условиях и у *Eudorina elegans* (Goldstein, 1967; Marchant, 1977). Следовательно, вполне возможно, что в геноме 16—32-клеточной водоросли *Eudorina* уже присутствует ген *regA*, необходимый для возникновения дифференциации на 2 типа клеток. Это дает основания предполагать, что в соматическую дифференциацию *Volvox* вовлечены какие-то дополнительные регуляторные механизмы. Во-вторых, нельзя считать доказанным факт активации *lag* в ходе дифференциации у *V. tertius* и *V. gigas*, как это предполагает Kirk (1994). К сказанному следует добавить, что у *V. tertius* (Ireland, Hawkins, 1981) и *V. gigas* (Ransick, 1993) гонидии первоначально дифференцируются как соматические клетки.

К сожалению, для 3 других секций вольвокса (*Janetosphaera, Copelandosphaera* и *Euvolvox*) нет никаких экспериментальных данных о механизмах дифференциации клеток. Следует отметить, что эволюционные взаимоотношения рода *Volvox* с другими родами ценобиальных вольвоксовых, а также взаимоотношения между различными секциями вольвокса остаются неясными (Buchheim, Chapman, 1991; Desnitski, 1992, 1993, 1995; Larson et al., 1992; Hoops et al., 1994; Nozaki, Itoh, 1994).

Завершая обзор, можно высказать предположение о наличии у видов секций *Janetosphaera, Copelandosphaera* и *Euvolvox* эквивалента гена *regA*, а также об участии в процессе специфической дифференциации клеток каких-то других, еще совершенно неизвестных и неизученных регуляторных генов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Зеленые водоросли. Класс вольвоксовые. *Chlorophyta* : *Volvocineae.* М.—Л., 1959. 231 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 8).

Десницкий А. Г. Проблема становления и начальных этапов эволюции многоклеточности у *Volvocales* // Цитология. 1983. Т. 25. № 6. С. 635—642.

Десницкий А. Г. Механизмы и эволюционные аспекты онтогенеза рода *Volvox* (*Chlorophyta, Volvocales*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 657—668.

Дэвидсон Э. Действие генов в раннем развитии. М., 1972. 344 с.

Bell G. The origin and early evolution of germ cells as illustrated by the *Volvocales* // The origin and evolution of sex. N. Y., 1985. P. 221—256.

Bold H. C., Wynne M. J. Introduction to the algae. Structure and reproduction. Englewood Cliffs, New Jersey, 1978. 706 p.

Buchheim M. A., Chapman R. L. Phylogeny of the colonial green flagellates: a study of 18S and 26S rRNA sequence data // BioSyst. 1991. Vol. 25. N 1-2. P. 85—100.

Darden W. H., Jr. Sexual differentiation in *Volvox aureus* // J. Protozool. 1966. Vol. 13. N 2. P. 239—255.

Desnitski A. G. Cellular mechanisms of the evolution of ontogenesis in *Volvox* // Arch. Protistenk. 1992. Bd 141. H. 3. S. 171—178.

Desnitski A. G. On the origins and early evolution of multicellularity // BioSyst. 1993. Vol. 29. N 2-3. P. 129—132.

Desnitski A. G. A review on the evolution of development in *Volvox* — morphological and physiological aspects // Europ. J. Protistol. 1995. Vol. 31. N 3. P. 241—247.

Dixon E. H., Starr R. C. Novel inheritance of the somatic regenerator mutation in *Volvox gigas* // J. Phycol. 1984. Vol. 20. Suppl. 1984. P. 23.

Gilbert S. F. Developmental biology. 3 ed. Sunderland (Massachusetts), 1991. 892 p.

Goldstein M. Speciation and mating behavior in *Eudorina* // J. Protozool. 1964. Vol. 11. N 3. P. 317—344.

Goldstein M. Colony differentiation in *Eudorina* // Can. J. Bot. 1967. Vol. 45. N 9. P. 1591—1596.

Hoops H. J., Long J. J., Hile E. S. Flagellar apparatus structure is similar but not identical in *Volvulina steinii, Eudorina elegans,* and *Pleodorina illinoisensis* (*Chlorophyta*): implications for the «volvocine evolutionary lineage» // J. Phycol. 1994. Vol. 30. N 4. P. 679—689.

Huskey R. J., Griffin B. E. Genetic control of somatic cell differentiation in *Volvox.* Analysis of somatic regenerator mutants // Devel. Biol. 1979. Vol. 72. N 2. P. 226—235.

Ireland G. W., Hawkins S. E. Inversion in *Volvox tertius*: the effects of con A // J. Cell Sci. 1981. Vol. 48. P. 355—366.

Jaenicke L., Gilles R. Germ-cell differentiation in *Volvox carteri* // Differentiation. 1985. Vol. 29. N 3. P. 199—206.

Karn R. C., Starr R. C., Hudock G. A. Sexual and asexual differentiation in *Volvox obversus* (Shaw) Printz, strains WD3 and WD7 // Arch. Protistenk. 1974. Bd 116. H. 1-2. S. 142—148.

Kikuchi K. Cellular differentiation in *Pleodorina californica* // Cytologia (Tokyo). 1978. Vol. 43. N 1. P. 153—160.

Kirk D. L. The ontogeny and phylogeny of cellular differentiation in *Volvox* // Trends Genet. 1988. Vol. 4. N 2. P. 32—36.

Kirk D. L. Germ cell specification in *Volvox carteri* // Germline development. Chichester, 1994. P. 2—30.

Kirk D. L., Harper J. F. Genetic, biochemical and molecular approaches to *Volvox* development and evolution // Int. Rev. Cytol. 1986. Vol. 99. P. 217—293.

Kirk M. M., Ransick A., McRae S. E., Kirk D. L. The relationship between cell size and cell fate in *Volvox carteri* // J. Cell Biol. 1993. Vol. 123. N 1. P. 191—208.

Kochert G. Differentiation of reproductive cells in *Volvox carteri* // J. Protozool. 1968. Vol. 15. N 3. P. 438—452.

Kochert G. Developmental mechanisms in *Volvox* reproduction // The developmental biology of reproduction. N. Y., 1975. P. 55—90.

Kochert G., Yates I. A UV-labile morphogenetic substance in *Volvox carteri* // Devel. Biol. 1970. Vol. 23. N 1. P. 128—135.

Koufopanou V. The evolution of soma in the *Volvocales* // Amer. Nat. 1994. Vol. 143. N 5. P. 907—931.

Larson A., Kirk M. M., Kirk D. L. Molecular phylogeny of the volvocine flagellates // Mol. Biol. Evol. 1992. Vol. 9. N 1. P. 85—105.

Marchant H. J. Colony formation and inversion in the green alga *Eudorina elegans* // Protoplasma. 1977. Vol. 93. N 2-3. P. 325—339.

McCracken M. D., Starr R. C. Induction and development of reproductive cells in the K-32 strains of *Volvox rousseletii* // Arch. Protistenk. 1970. Bd 112. H. 3. S. 262—282.

Miller C. E., Starr R. C. The control of sexual morphogenesis in *Volvox capensis* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1981. Bd 94. H. 3. S. 357—372.

Nozaki H. Morphology, sexual reproduction and taxonomy of *Volvox carteri* f. *kawasakiensis* f. nov. (*Chlorophyta*) from Japan // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 2. P. 209—220.

Nozaki H., Itoh M. Phylogenetic relationships within the colonial *Volvocales* (*Chlorophyta*) inferred from cladistic analysis based on morphological data // J. Phycol. 1994. Vol. 30. N 2. P. 353—365.

Pall M. L. Mutants of *Volvox* showing premature cessation of division: evidence for a relationship between cell size and reproductive cell differentiation // Developmental biology: pattern formation, gene regulation. Menlo Park (California), 1975. P. 148—156.

Pocock M. A. *Volvox* in South Africa // Ann. South Afr. Mus. 1933. Vol. 16. Pt 3. P. 523—646.

Ransick A. Reproductive cell specification during *Volvox obversus* development // Devel. Biol. 1991. Vol. 143. N 1. P. 185—198.

Ransick A. Specification of reproductive cells in *Volvox* // Evolutionary conservations of developmental mechanisms. N. Y., 1993. P. 55—70.

Schmitt R., Fabry S., Kirk D. L. In search of molecular origins of cellular differentiation in *Volvox* and its relatives // Int. Rev. Cytol. 1992. Vol. 139. P. 189—265.

Smith G. M. A comparative study of the species of *Volvox* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1944. Vol. 63. N 4. P. 265—310.

Starr R. C. Control of differentiation in *Volvox* // Devel. Biol. 1970a. Suppl. 4. P. 59—100.

Starr R. C. *Volvox pocockiae*, a new species with dwarf males // J. Phycol. 1970b. Vol. 6. N 3. P. 234—239.

Starr R. C. Sexual reproduction in *Volvox africanus* // Contributions in phycology. Lawrence (Kansas), 1971. P. 59—66.

Sumper M. Control of differentiation in *Volvox carteri*. A model explaining pattern formation during embryogenesis // FEBS Lett. 1979. Vol. 107. N 1. P. 241—246.

Tam L.-W., Kirk D. L. Identification of cell-type-specific genes of *Volvox carteri* and characterization of their expression during thc asexual life cycle // Devel. Biol. 1991a. Vol. 145. N 1. P. 51—66.

Tam L.-W., Kirk D. L. The program for cellular differentiation in *Volvox carteri* as revealed by molecular analysis of development in a gonidialess/somatic regenerator mutant // Development. 1991b. Vol. 112. N 2. P. 571—580.

Vande Berg W. J., Starr R. C. Structure, reproduction and differentiation in *Volvox gigas* and *Volvox powersii* // Arch. Protistenk. 1971. Bd 113. H. 3. S. 195—219.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 28 VIII 1995

SUMMARY

The review concerns the analysis of published data on morphological features and differentiation into two cellular types during asexual cycle of development in various species and sections of *Volvox*. Genetic, molecular and other experimental investigations of the developmental mechanisms of reproductive and somatic cells in *Volvox carteri* and *V. obversus* are reviewed. The modern concepts of the evolution of cell differentiation in the colonial volvocine algae are considered.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.331.2 : 551.762.1(571.1/.5)

© Н. Р. Мейер-Меликян, Н. Е. Завьялова

ДИСПЕРСНЫЕ ДИСТАЛЬНО-БОРОЗДНЫЕ ПЫЛЬЦЕВЫЕ ЗЕРНА ИЗ НИЖНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

N. R. MEYER-MELIKIAN, N. E. ZAVYALOVA. DISPERSIVE DISTALSULCATE POLLEN GRAINS FROM THE LOWER JURASSIC DEPOSITS OF WEST SIBERIA

С помощью светового, сканирующего и просвечивающего электронных микроскопов изучены дистально-бороздные пыльцевые зерна из нижнеюрских отложений Западной Сибири. Выявлено разнообразие ультраструктурных признаков спородермы и сделана попытка сопоставления исследованных пыльцевых зерен с пыльцевыми зернами различных групп семенных растений.

Известные в настоящее время таксоны семенных растений характеризуются определенными признаками строения, при этом особое значение имеет ультраструктура спородермы. От спор пыльцевые зерна отличаются прежде всего наличием высокоспециализированных апертур. На основании совокупности уникальных признаков строения спородермы можно в большинстве случаев определять дисперсные пыльцевые зерна до классов, порядков, семейств, а иногда и более мелких таксонов.

Особый интерес представляют дистально-бороздные пыльцевые зерна, характерные для многих древних таксонов семенных растений — семенных папоротников, беннеттитовых, цикадовых, гинкговых, пентаксилеевых, двудольных и однодольных покрытосеменных.

Внешние морфологические признаки пыльцевых зерен такого типа часто весьма сходные, поэтому их не всегда можно различить с помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов. Наиболее информативным и таксономически ценным является внутреннее строение спородермы — чрезвычайно консервативный признак, характеризующий крупные таксоны (классы, порядки, семейства) семенных растений и выявляющийся на ультратонких срезах с помощью ТЭМ.

В отложениях наряду с дистально-бороздными пыльцевыми зернами встречаются проксимально-щелевые споры, характерные для многих папоротниковидных, которые при рассмотрении в СМ иногда можно спутать с пыльцой. Однако щели и борозды различаются не только по месту расположения, но и по ультраструктуре спородермы. Щель представляет собой тонкое сквозное отверстие в экзине, ассоциированное с утолщенным тетрадным рубцом. На поперечном срезе она выявляется как канал, расположенный в центре утолщенной эктэкзины. Важно отметить, что эндэкзина здесь не утолщается и обрамляет стенки щели, дно которой подстилает интина, не сохраняющаяся в ископаемом состоянии.

Дистальные борозды впервые появились только у пыльцевых зерен, т. е. у семенных растений (Куприянова, 1965; Jonker, 1974; Chaloner, 1976). Они представляют собой высокоспециализированные апертуры, обеспечивающие прежде всего развитие мужского гаметофита внутри оболочки микроспоры. Как известно, при прорастании спор их оболочки разрываются по щели и многоклеточный гаметофит формируется вне спородермы.

Дистальная борозда у древних растений почти всегда широкая, нередко занимает

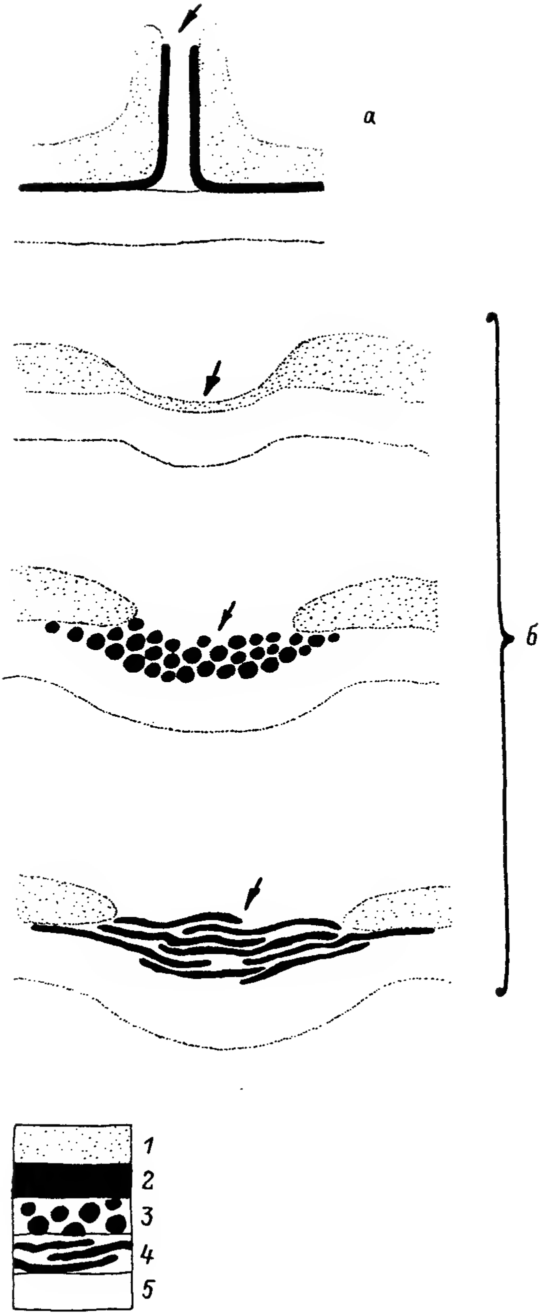


Рис. 1. Схема строения апертур спор (*а*) и дистально-бороздных пыльцевых зерен (*б*).

1 — эктэкзина; *2* — эндэкзина; *3* — гранулярная эндэкзина; *4* — ламеллятная эндэкзина; *5* — интина. Стрелками показаны: *а* — щель, *б* — борозды.

всю или почти всю дистальную поверхность пыльцевого зерна. Она всегда закрыта тонкой эктэкзиной или слоем эндэкзины, состоящим из отдельных, не связанных между собой структур — гранул, ламелл, зерен, благодаря чему дно борозды легко растягивается, не препятствуя развитию относительно многоклеточного мужского гаметофита (рис. 1).

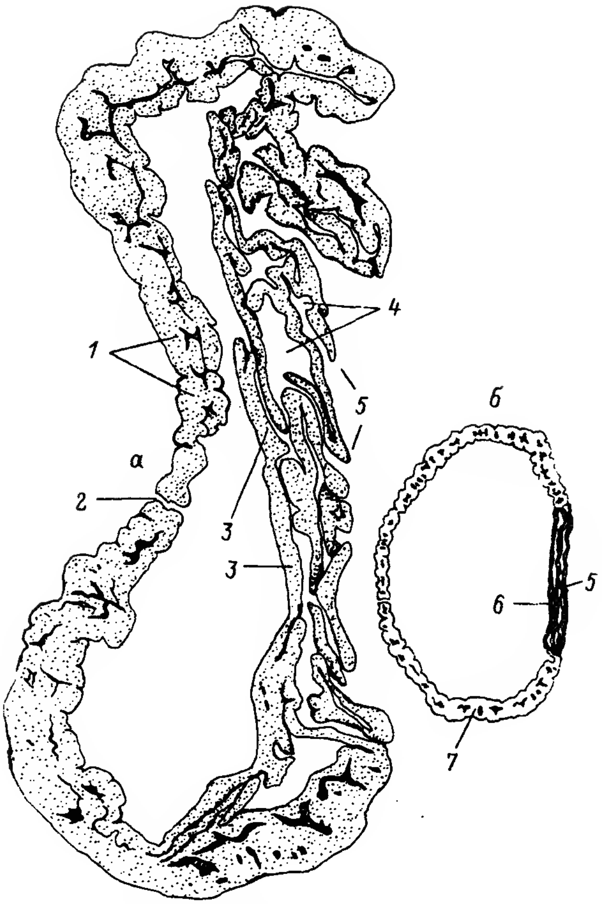


Рис. 2. Пыльцевое зерно, сходное с пыльцевым зерном семенных папоротников. Группа 1. *Monoletes* (*Lyginopteridopsida*).

а — изображение ультратонкого среза, полученное с помощью ТЭМ; *б* — реконструкция поперечного среза. *1* — ячеи в эктэкзине; *2* — редуцированная щель; *3* — ламеллы; *4* — крупные ячеи; *5* — дно борозды; *6* — эндэкзина; *7* — эктэкзина.

Нами были исследованы дисперсные пыльцевые зерна из нижнеюрских отложений Западной Сибири.

Материалы и методы исследования

В работе использованы дисперсные пыльцевые зерна из нижнеюрских отложений Западной Сибири (Тюменская обл., пос. Ятри, бассейн р. Сев. Сосьва, Ятринская скважина № 8, глубина взятия образцов 320 м). Материал был любезно предоставлен нам Л. В. Ровниной в виде глицерин-желатиновых препаратов и сухого мацерата. Всего изучено 30 пыльцевых зерен методами световой (СМ), сканирующей (СЭМ) и трансмиссионной (ТЭМ) электронной микроскопии. Из сухого мацерата отбирали дистально-бороздные пыльцевые зерна круглой формы. В постоянных препаратах приходилось ломать покровное стекло препаровальной иглой на предварительно намеченном участке, содержавшем нужную дистально-бороздную пыльцу. Далее поверхность пыльцевого зерна освобождали от инородных частиц (грязи, а в случае постоянных препаратов — от глицерин-желатина). Пыльцевые зерна очищали механическим путем заостренной спичкой, отмывали горячей водой и ацетоном. Этот этап работы важен, так как от его выполнения зависит степень отчетливости изображения поверхности пыльцевого зерна в СЭМ. Очищенные пыльцевые зерна переносили на фрагменты фотопленки, которые затем помещали на металлический столик. Для контрастирования пыльцевых зерен использовали четырехокись осмия (2—4 %). Полученные ультратонкие срезы дополнительно контрастировали по методу Рейнольдса (Уикли, 1975).

Наряду с последовательным изучением одного и того же пыльцевого зерна с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ из мацерата отбирали сходные пыльцевые зерна, часть которых была просмотрена только на ТЭМ, а часть — только на СЭМ.

Результаты

Пыльцевые зерна, сходные с пыльцевыми зернами семенных папоротников

Группа 1. *Monoletes* (*Lyginopteridopsida*) (табл. I, *1*; рис. 2).

Описание. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, билатерально-симметричные, дистально-1-бороздные, с проксимальной щелью, в значительной степени редуцированной; размеры — 81.4 × 50.4, 58.2 × 42.0, 57.0 × 37.2 мкм. Поверхность пыльцевых зерен мелкоразнобугорчато-ямчатая, рисунок неравномерный.

Экзины проксимальной и дистальной частей пыльцевого зерна по строению значительно различаются. На проксимальной стороне экзина представлена только эктэкзиной, 1-слойной, электронно-плотной, с мелкими и узкими извилистыми ячеями, не содержащими спорополленина и сосредоточенными в основном в центральной части оболочки; ячеи обычно не более 0.6 мкм в диам. В центре проксимальной экзины имеется узкое сплошное отверстие, по-видимому, соответствующее щели разверзания. Дистальная сторона пыльцевого зерна образована эндэкзиной, состоящей из многочисленных, рыхло расположенных ламелл. Таким образом, вся дистальная часть пыльцевого зерна представляет собой гармомегат — дистальную борозду. Многие ламеллы собраны в складки, что, очевидно, способствовало значительному растяжению оболочки при развитии многоклеточного гаметофита. Судя по пыльцевым зернам современных и древних голосеменных, например цикадовых, у которых мужской гаметофит состоит из 8, а иногда и из большего числа клеток, древние семенные растения могли иметь еще более многоклеточные гаметофиты, что вполне подтверждается строением их экзины.

Материал. Изучены 4 пыльцевых зерна, 3 из которых — с помощью СЭМ, 1 — с помощью ТЭМ.

Сравнение. Изученная пыльца отличается от современной дистально-бороздной пыльцы голосеменных (цикадовых, гинкговых, гнетовых) и от пыльцы ископаемых групп беннеттитовых, пентаксилеевых, кордаитовых прежде всего своеобразным внутренним строением экзины. По морфологии (по наличию одновременно проксимальной щели и дистальной борозды, своеобразной ячеистой эктэкзины и ламеллятной эндэкзины) эта пыльца наиболее близка изученной пыльце из микроспорангиев семенных папоротников (Taylor, 1980, 1982; Stidd, 1981; Taylor, Millay, 1981), но имеет специфическое складчато-ламеллятное строение борозды.

Группа 2. *Mono-diletes* (*Medullosaceae*) (табл. I, *2*; рис. 3).

Описание. Пыльцевые зерна дистально-1,2-бороздные, эллипсоидальные; размеры — 40.8 × 22.5, 40.8 × 24.9, 43.5 × 28.5, 42.3 × 28.5, 49.8 × 25.5 мкм. На проксимальной стороне всех изученных пыльцевых зерен имеются сквозные отверстия — редуцированные 3-лучевые щели.

Экзина ячеистая, более рыхлая, чем в группе 1, ячеи около 1 мкм в диам. Здесь отсутствует гомогенный наружный слой (плотный покров), ячеи равномерно распре-

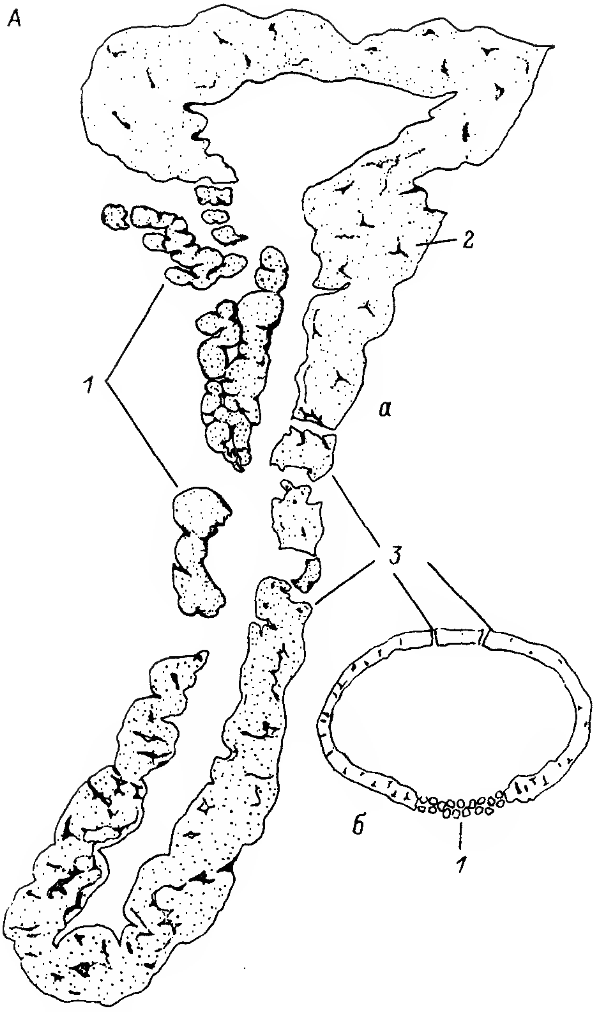


Рис. 3. Пыльцевые зерна (*А*, *Б*), сходные с пыльцевыми зернами семенных папоротников. Группа 2. *Mono-diletes* (*Medullosaceae*).

а — изображения ультратонких срезов, полученные с помощью ТЭМ; *б* — реконструкция поперечных срезов. *А*: *1* — дно борозды, образованное гранулами; *2* — ячеистая экзина; *3* — значительно редуцированная 3-лучевая щель. *Б*: *1* — дно борозды; *2* — редуцированная 3-лучевая щель.

делены по оболочке. На дистальной стороне экзина также ячеистая, выклинивающаяся к месту борозды, дно которой образовано крупными гранулами, нередко полностью или частично сливающимися между собой и образующими более крупные гранулы разной формы.

Материал. Изучены 7 пыльцевых зерен с помощью СМ, из них 4 — с помощью СЭМ, 2 — ТЭМ, 1 — с помощью СЭМ и ТЭМ.

Сравнение. По морфологии эта группа пыльцевых зерен, по-видимому, близка пыльцевым зернам медуллозовых, имеющим одновременно 2 дистальные борозды или 1 борозду и проксимальную 1- или 3-лучевую щель, а также довольно рыхлую ячеистую экзину (Taylor, 1982).

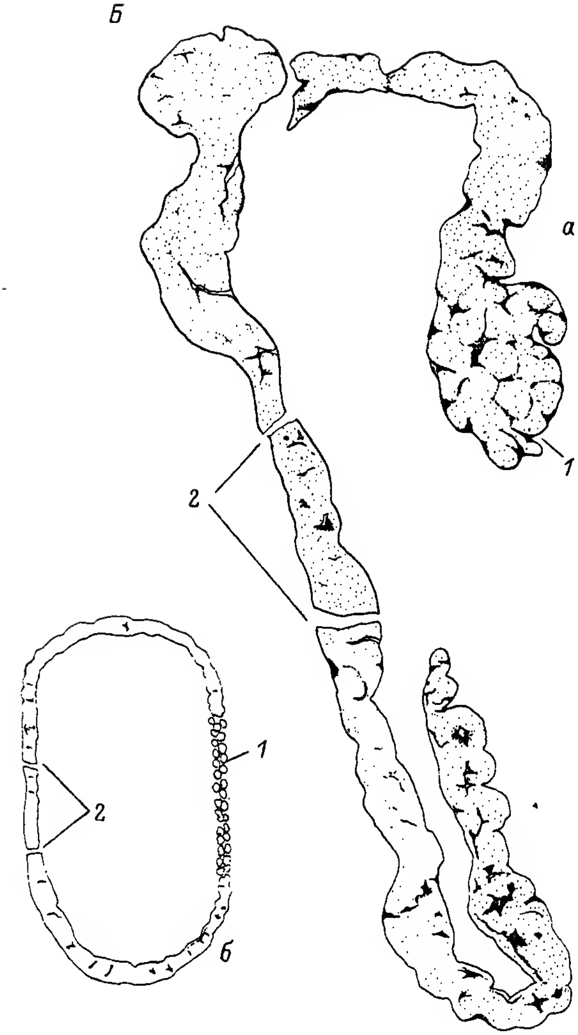


Рис. 3 (*продолжение*).

Группа 3. *Monoletes* (*Lyginopteridaceae*) (табл. I, *3, 4*; рис. 4).

Описание. Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, эллипсоидальные, 24.5 × 20.0 мкм. Поверхность мелкобугорчатая, с редкими ямками, борóзда очень широкая, длинная, с выступающими за очертания пыльцевого зерна краями, окаймленная. Одно из изученных пыльцевых зерен имеет особенно четкий бороздный край, также образованный специфической складкой. Какие-либо свидетельства о наличии проксимальной щели не обнаружены.

Экзина проксимальной стороны пыльцевого зерна гомогенная, снаружи неровная, местами образует небольшие возвышения, пронизана редкими каналами, доходящими примерно до ее середины. Эндэкзина у одного пыльцевого зерна полностью отсутствует (рис. 4), а у другого обнаружены отдельные небольшие тяжи спорополленина, расположенные в месте перехода проксимальной стороны в дистальную. Возможно, эти тяжи — эндэкзина. Дистальная часть пыльцевого зерна также покрыта гомогенной эктэкзиной, ближе к борозде она образует выросты (складки), имеющие редко-

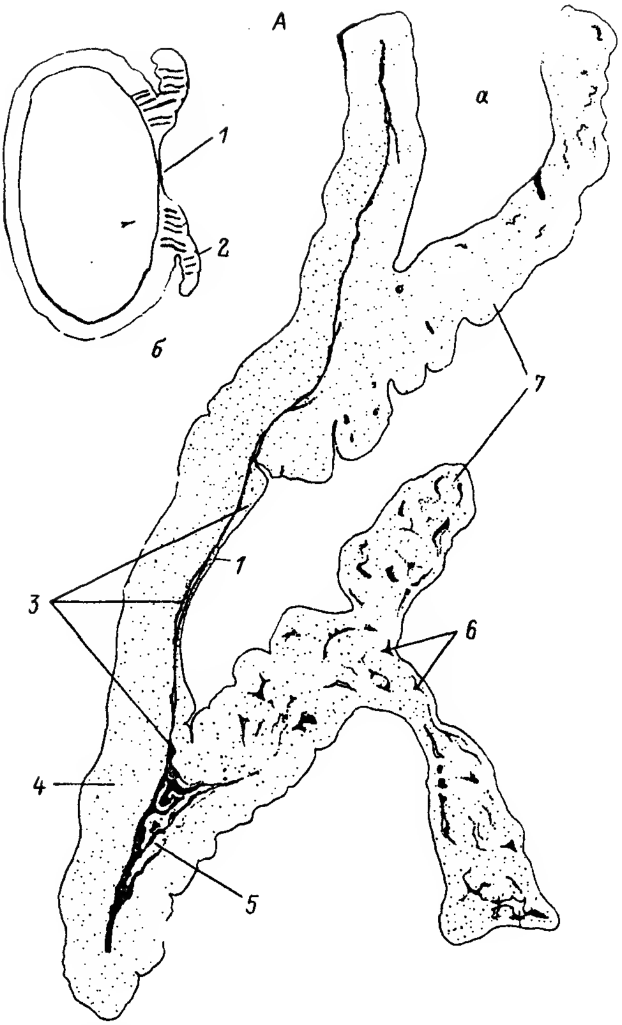


Рис. 4. Пыльцевые зерна (*А*, *Б*), сходные с пыльцевыми зернами семенных папоротников и древних покрытосеменных. Группа 3. *Monoletes* (*Lyginopteridaceae*).

а — изображения ультратонких срезов, полученные с помощью ТЭМ; *б* — реконструкция поперечных срезов. *А*: *1* — дно борозды; *2* — выросты экзины; *3* — полость пыльцевого зерна; *4* — гомогенная экзина; *5* — эндэкзина; *6* — ячеи; *7* — выросты, ассоциированные с дистальной бороздой. *Б*: *1* — каналы в экзине; *2* — гомогенная экзина; *3* — разорванное дно борозды; *4* — выросты экзины, окаймляющие борозду; *5* — дно борозды; *6* — проксимальная сторона пыльцевого зерна; *7* — ячеи.

ячеистое строение. Ячеи небольшие. Дно борозды образовано очень тонкой гомогенной экзиной.

Материал. Изучены 4 пыльцевых зерна, 2 из которых — с помощью СЭМ, 2 — с помощью ТЭМ.

Сравнение. По всем признакам (гомогенной эктэкзине, неровному бороздному краю, нерегулярным выростам вокруг борозды) изученные пыльцевые зерна относятся к древнему типу семенных растений. Они сходны с пыльцевыми зернами наиболее древних семенных папоротников — лигиноптерисовых, извлеченными из пыльцевого органа *Crossotheca* и описанными как *Monoletes* (Taylor, Millay, 1981).

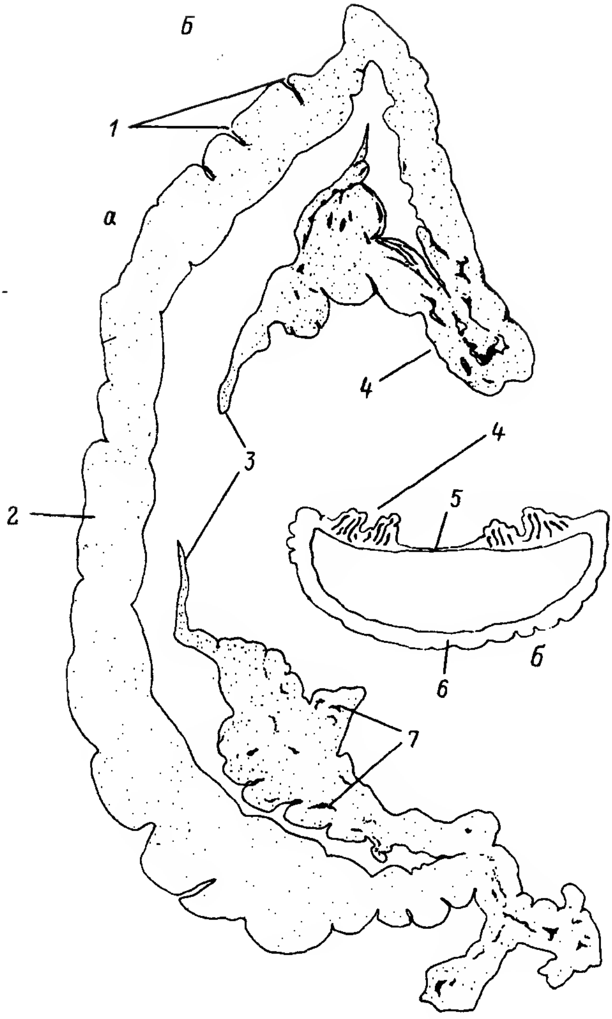


Рис. 4 (*продолжение*).

Пыльцевые зерна, сходные с пыльцевыми зернами цикадовых

Группа 4. *Cycas glabra* Bolkhovitina (табл. II, *1*, *3*, *4*; рис. 5).

Описание. Пыльцевые зерна неравноэллипсоидальной формы, дистально-1-бороздные; размеры — 48.0 × 30.0, 40.0 × 30.0, 65.0 × 43.0, 63.3 × 40.0, 60.0 × 36.6 мкм (длина × ширина). Борозды имеют неровные края и закругленные концы. Одно из пыльцевых зерен имело очень широкую борозду и вытянутый конец. Поверхность пыльцы мелкобугорчатая.

В экзине четко выявляются эктэкзина и местами эндэкзина. На проксимальной стороне эктэкзина ячеистая, ячеи узкие, длинные (около 3 мкм), неровные, часто ветвящиеся, незамкнутые снизу, а снаружи имеющие тонкий покров, пронизанный редкими каналами. Истинное строение экзины можно видеть только на тех срезах, которые строго перпендикулярны поверхности пыльцевого зерна, иначе ячеи кажутся замкнутыми, а на очень косых срезах — расположенными друг над другом.

Эктэкзина дистальной стороны плавно утоньшается и образует дно дистальной

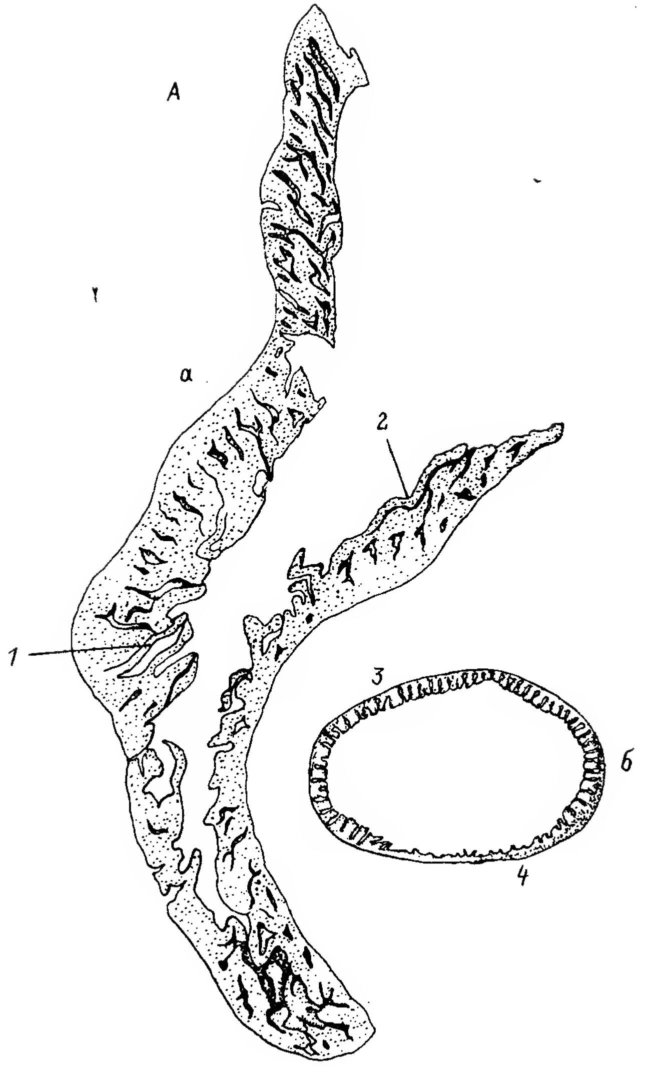


Рис. 5. Пыльцевые зерна (*А—В*), сходные с пыльцевыми зернами цикадовых. Группа 4. *Cycas glabra*.

а — изображения ультратонких срезов, полученные с помощью ТЭМ; *б* — реконструкция поперечных срезов. *А*: *1* — удлиненно-ячеистая экзина; *2* — одноламеллятная эндэкзина; *3* — проксимальная сторона; *4* — дистальная сторона. *Б, В*: *1* — ламелла; *2* — незамкнутые ячеи.

борозды, которое также состоит из ячей, имеющих покров, однако ячеи здесь короткие и широкие, поэтому экзина более гибкая и эластичная. Эндэкзина 0.2 мкм толщ., одно- или (реже) двуламеллятная, выявляется не на всем протяжении пыльцевого зерна, иногда образует петли.

Материал. Изучены 8 пыльцевых зерен в СМ, 5 из которых — с помощью ТЭМ.

Сравнение. Исследованные пыльцевые зерна как по внешним морфологическим признакам, так и по внутреннему строению экзины сходны с пыльцевыми зернами современных цикадовых, таких как *Stangeria paradoxa* Moore, *Zamia floridana* DC., *Cycas revoluta* Thunb., *Ceratozamia mexicana* Miq. (Audran, Masure, 1977; неопубликованные материалы Н. Р. Мейер-Меликян), имеющими удлиненно-ячеис-

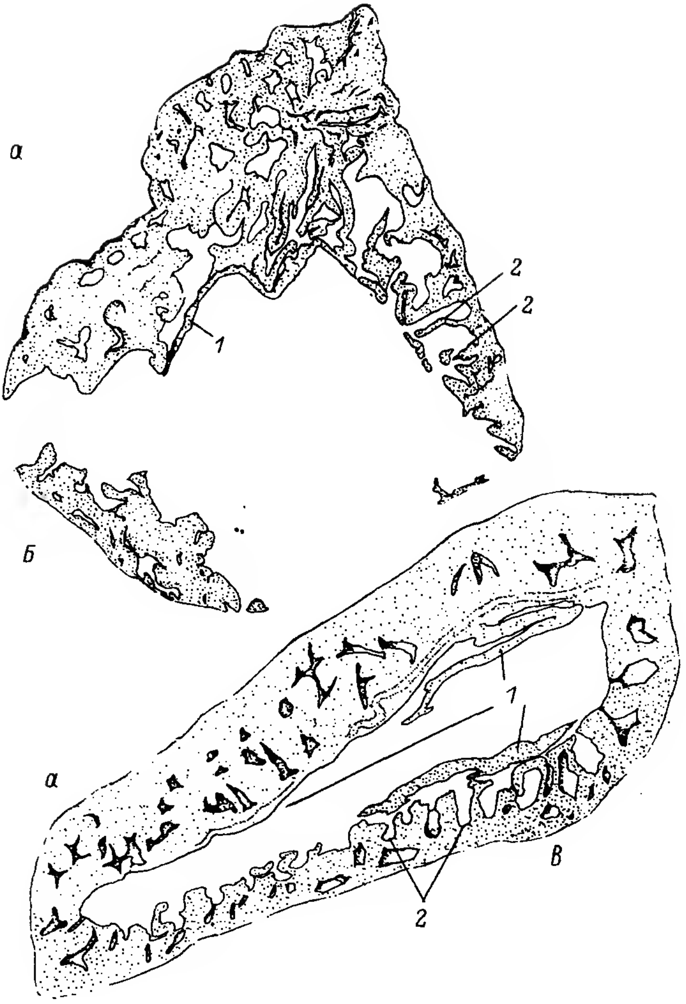


Рис. 5 (*продолжение*).

тую незамкнутую эктэкзину и одноламеллятную эндэкзину. Пыльцевые зерна современных цикадовых характеризуются правильным расположением совершенно одинаковых ровных ячей в эктэкзине и равномерным слоем эндэкзины.

Ископаемые пыльцевые зерна более примитивны по внутреннему строению экзины, ячеи у них расположены беспорядочно, различаются по форме и размерам. По признакам внешнего строения изученные пыльцевые зерна сходны с ископаемыми пыльцевыми зернами *Cycas glabra* Bolkhovitina, описанными в книге «Атлас спор и пыльцы из юрских и нижнемеловых отложений Вилюйской впадины» (с. 77, табл. XII, рис. 139, *а—в*).

Пыльцевые зерна, сходные с пыльцевыми зернами беннеттитовых

Группа 5. *Bennettites medius* Bolkhovitina (табл. II, *2*; рис. 6).

Описание. Пыльцевые зерна удлиненно-эллипсоидальные; размеры — 42 × 15, 40 × 19 (приблизительно, по причине механического разрыва), 36 × 18 мкм. Борозды

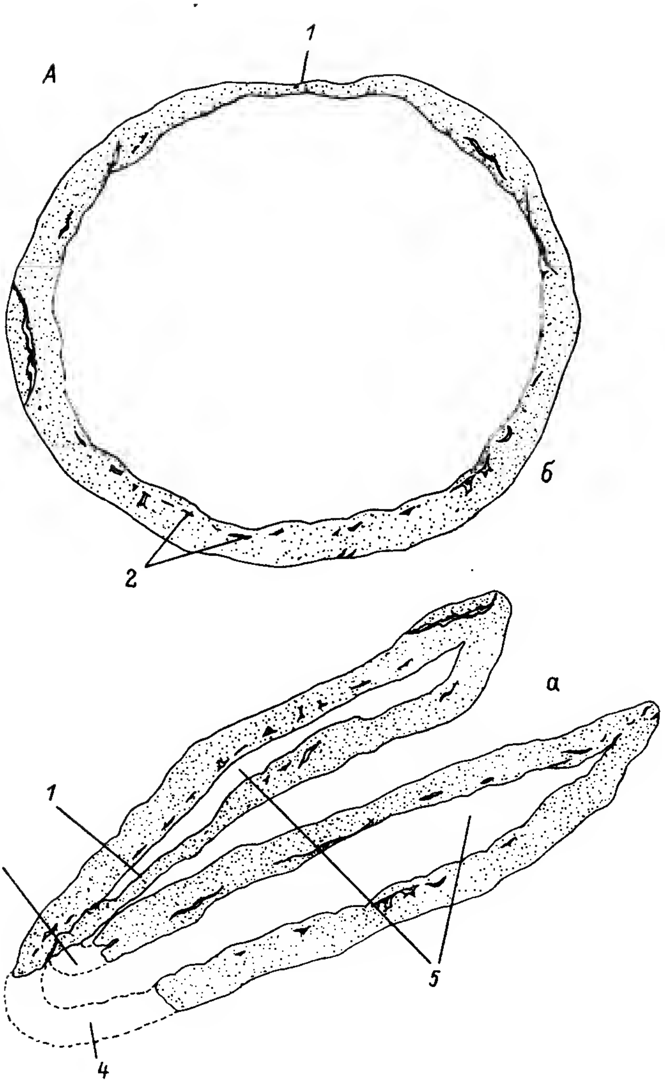


Рис. 6. Пыльцевые зерна (*А*, *Б*), сходные с пыльцевыми зернами беннеттитовых. Группа 5. *Bennettites medius*.

а — изображения ультратонких срезов, полученные с помощью ТЭМ; *б* — реконструкция поперечных срезов. *А*: *1* — дно борозды; *2* — мелкие ячеи; *3* — дистальная сторона; *4* — проксимальная сторона; *5* — полость пыльцевого зерна. *Б*: *1* — проксимальная сторона; *2* — эндэкзина; *3* — ячеи; *4* — эктэкзина; *5* — гранулы; *6* — дистальная сторона; *7* — дно борозды, образованное гранулярной эндэкзиной.

узкие (0.43 мкм). Одно из изученных пыльцевых зерен имело довольно широкий выступающий бороздный край.

Поверхность пыльцы бугорчатая, бугорки разного размера, неправильной формы, часто на крупных бугорках (0.86—1.1 мкм в диам.) располагаются более мелкие бугорки (0.17—0.25 мкм). Полученные ультратонкие срезы проходят примерно параллельно борозде и перпендикулярно полярной оси пыльцевых зерен. Дистальная и проксимальная стороны пыльцевых зерен различаются по строению спородермы. Экзина проксимальной стороны гомогенная, около 1 мкм толщ., во внутренней ее части имеются редкие и мелкие ячеи (0.1—0.3 мкм). Эктэкзина дистальной стороны 2-слойная, наружный слой гомогенный (около 1 мкм), внутренний гранулярный,

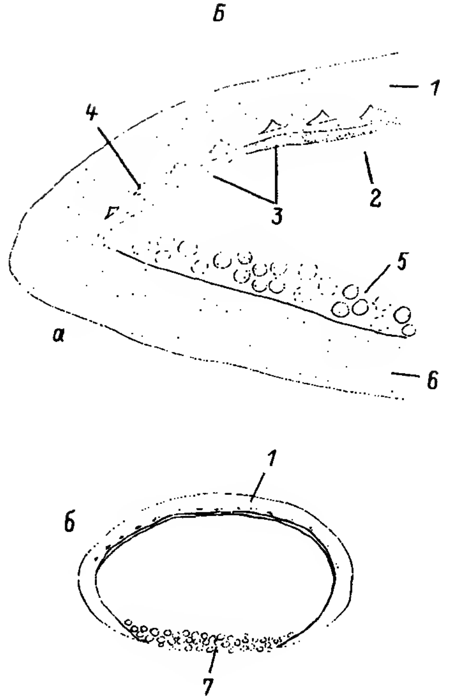


Рис. 6 (*продолжение*).

гранулы 0.3—0.6 мкм в диам. По-видимому, гранулами было выстлано дно борозды одного из изученных пыльцевых зерен. Дно борозды другого пыльцевого зерна образовано сильно утоньшенной экзиной.

Материал. Изучены 4 пыльцевых зерна в СМ, 2 из которых — с помощью СЭМ и ТЭМ.

Сравнение. По строению эти пыльцевые зерна близки пыльцевым зернам представителей беннеттитовых, изученным из микроспорангиев и также имеющим гомогенную эктэкзину с редкими, расположенными в 1 ряд ячеями (Taylor, 1973; Osborn et al., 1991). По признакам внешнего строения изученные пыльцевые зерна сходны с пыльцевыми зернами ископаемого вида *Bennettites medius* Bolkhovitina, описанными в книге «Атлас спор и пыльцы из юрских и нижнемеловых отложений Вилюйской впадины» (с. 79, табл. XII, рис. 114, *а—с*).

Заключение

Изученные нами пыльцевые зерна, несмотря на внешнее сходство, имеют различное внутреннее строение экзины, что свидетельствует о принадлежности их семенным растениям различных отделов.

Пыльцевые зерна, сходные с пыльцевыми зернами семенных папоротников, имеют как 1, так и 2 дистальные борозды. Обычно в процессе спорово-пыльцевого анализа юрских и более ранних отложений не выделяют 2-бороздные пыльцевые зерна; принято считать, что они впервые появляются у покрытосеменных растений. Однако наши результаты, свидетельствующие о более раннём (уже у первых семенных растений) появлении 2-бороздной пыльцы, не единственные. Так, T. Taylor (1988) приводит данные о пыльце *Monoletes* из пыльцевого органа *Dolerotheca sclerotica*: в пыльцевом зерне имеются щель на проксимальной стороне и 2 борозды — на дистальной. J. Osborn с соавт. (1991), изучая пыльцу *Sahnia*, упоминают о 2-бороздной пыльце *Eucommiidites*, *Bennettites*, *Gnetales*.

Другим интересным признаком, обнаруженным нами у пыльцевых зерен, также отнесенных к семенным папоротникам, является своеобразная оторочка, окружающая дистальную борозду. При общем гомогенном строении экзины оторочка, являющаяся выпуклым краем борозды, имеет отчетливо ячеистое строение. Воздерживаясь от далеко идущих выводов, все же отметим тот факт, что сходное ячеистое строение околобороздного участка при общей почти гомогенной оболочке имеет пыльца такого древнего покрытосеменного растения, как *Nymphaea gigantea* Hook.

Настоящее исследование было выполнено при финансовой поддержке Международного научного фонда и правительства Российской Федерации (договор MG 6000, 6300).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Куприянова Л. А. Палинология сережкоцветных. М.—Л., 1965. 214 с.

Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М., 1975. 314 с.

Audran J.-C., Masure E. Contribution à la connaissance de la composition des sporodermes chez les *Cycadales* (*Prespermaphytes*). Etude en microscopie electronique à transmission (MET) et à balayage (MEB) // Palaeontographica. Abt. B. 1977. Bd 162. Lfg 4-6. S. 115—158.

Chaloner W. G. The evolution of adaptive features in fossil exines. (The evolutionary significance of the exine) // Linn. Soc. London. 1976. N 1. P. 1—14.

Jonker F. P. Reflections on pollen evolution // Adv. pollen-spore res. 1974. Vol. 1. P. 50—61.

Osborn J. M., Taylor T. N., Crane P. R. The ultrastructure of *Sahnia* pollen (*Pentoxylales*) // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. N 11. P. 1560—1569.

Stidd B. M. The current status of medullosan seed ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. P. 63—101.

Taylor T. N. A consideration of the morphology, ultrastructure and multicellular microgametophyte of *Cycadeoidea dacotensis* pollen // Rev. Palaeobot. Palynol. 1973. Vol. 16. P. 15—164.

Taylor T. N. Ultrastructural studies of pteridosperm pollen: *Nanoxanthiopollenites* olendening and nygreen // Rev. Palaeobot. Palynol. 1980. Vol. 29. P. 15—21.

Taylor T. N. Ultrastructural studies of Palaeozoic seed fern pollen: sporoderm development // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. Vol. 37. P. 29—53.

Taylor T. N. Pollen and pollen organs of fossil gymnosperms // Phylogeny and evolution of gymnosperms / Ed. by Ch. B. Beck. N. Y., 1988. P. 17—21.

Taylor T. N., Millay M. A. Morphologic variability of Pennsylvanian lyginopterid seed ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. P. 2—32.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 19 VII 1994

SUMMARY

Distalosulcate pollen grains from the Lower Jurassic deposits of West Siberia were studied using light, scanning and transmission electron microscopes. The diversity of the sporoderm ultrastructure is revealed. An attempt was made to compare pollen grains investigated with those of different groups of seed plants.

УДК 582(470.23) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА. 1. СОВРЕМЕННАЯ ЛИХЕНОФЛОРА И ЕЕ АНАЛИЗ

N. V. MALYSHEVA. LICHENS OF ST. PETERSBURG. 1. MODERN STATE OF LICHEN FLORA AND ITS ANALYSIS

Рассмотрено современное состояние лихенофлоры Санкт-Петербурга, в которой насчитывается 130 видов (материал (6520 образцов) был собран в 1990—1995 гг. с помощью метода сеточного картирования, размер сетки 1 × 1 км). Проведены морфологический, субстратный и географический анализы. Приведены таблица распределения лишайников по отдельным местообитаниям (исторические и современные парки, арборетумы, некрополи, набережные, жилая застройка, индустриальные районы, автодороги и шоссе) и карта распространения лишайников в городе. Общее число видов уменьшается от центра города к окраинам, при этом сохраняются отдельные «островки биоразнообразия» даже в индустриальных и центральных районах города (Каменный о-в, парк Ботанического института, некрополи и др.).

Цель данной работы — изучение современного состояния флоры лишайников С.-Петербурга и рассмотрение ее особенностей, проведение морфологического, субстратного и географического анализов, изучение приуроченности городских лишайников к определенным местообитаниям (исторические и современные парки, арборетумы, некрополи, набережные, жилая застройка, индустриальные районы, автодороги) и составление карты распространения лишайников в городе.

История изучения лихенофлоры С.-Петербурга (начиная с 1728 г.) и ее изменение за 200 лет будут рассмотрены во второй части данной работы.

Материал и методика

Санкт-Петербург — второй по величине город России после Москвы. Он находится на 59°57′ с. ш. и 30°19′ в. д. и является самым северным городом в мире с многомиллионным населением. Он расположен в пределах Приневской низменности, на прилегающем к устью р. Невы побережье Невской губы Финского залива и на многочисленных островах Невской дельты; с запада омывается водами Финского залива Балтийского моря; имеет протяженность береговой линии 12—14 км. Площадь, занятая городом, составляет 606 км². Наибольшее расстояние между западной и восточной границами города — 30 км, между северной и южной — 60 км (Даринский, 1993). Почти вся территория города находится на многочисленных ступенчатых террасах (абс. высота от 3—4 до 30 м), только юго-западная его окраина (часть Красносельского р-на), расположенная на Ордовикском плато, имеет абс. высоты от 85 до 100 м (Знаменская, 1964; Санкт-Петербург—Петроград—Ленинград, 1992). Климат С.-Петербурга и его окрестностей в целом переходный от континентального к морскому, с умеренно теплым летом, нередко суровыми зимами, высокой относительной влажностью, ветреной погодой и большой облачностью в течение почти всего года (Борисов, 1964; Покровская, Бычкова, 1967; Климат Ленинграда, 1982). Из-за частой смены воздушных масс, прохождения через С.-Петербург многочисленных атмосферных фронтов (в среднем 180 в год) и циклонов погода во все сезоны неустойчивая. Преобладают западные, северо-западные и юго-западные ветры, зимой нередки южные ветры.

С.-Петербург — один из самых теплых населенных пунктов на широте 60° Северного полушария, так как температура зимой на 8 °C, а летом на 3 °C выше температуры, характерной для этой широты. Средняя годовая температура воздуха 4.3 °C, самых холодных месяцев (января и февраля) — −7.8 °C, самого теплого (июля) — +17.8 °C. Зимой обычны оттепели. Атмосферных осадков в среднем выпадает 620 мм в год, из них жидких — 55 % (бывают и зимой), твердых — 26, смешанных — 19 %. Высота снежного покрова в среднем составляет не более 33 см, редко доходит до 50—60 см. Сформировавшийся в С.-Петербурге городской микроклимат обусловлен защищенностью от ветров, прогревом зданий и мостовых летом, значительной запыленностью воздуха, уменьшением потока ультрафиолетовой радиации. Средние месячные скорости ветра в городе на 1—1.5 м/с меньше, чем на побережье, сильные ветры реже. В центре теплее, чем на окраинах, на 0.6—0.7 °С, а абсолютный минимум на 4—5 °С выше. Безморозный период в городе на 25 дней продолжительнее, чем на метеостанции «Лесное» (парк Лесотехнической академии), и на 43 дня продолжительнее, чем в аэропорту «Пулково». На северных окраинах осадков на 11 % больше, чем в центре, а на западных и южных — на 6 % меньше.

По обилию вод С.-Петербург занимает первое место в стране и одно из первых мест в мире (Нежиховский, 1981). Из общей площади города 7 % занято водами (Даринский, 1993). В городе 93 водотока общей длиной около 300 км и около 100 водоемов (озер, прудов и искусственных бассейнов). Главная водная артерия С.-Петербурга — р. Нева. Она несет свои воды в пределах города на протяжении 28 км. За время существования города было зарегистрировано 62 наводнения с подъемом уровня воды более 2 м. В городе насчитывается 42 острова, самые крупные — Васильевский (10.9 км^2) и острова Петроградской стороны (в сумме 6.2 км^2).

С.-Петербург расположен в южной подзоне тайги (Миняев, 1964). В естественных условиях здесь господствовали хвойные леса (ельники зеленомошные, долгомошные, сосняки сфагновые, брусничные, лишайниковые) на почвах подзолистого типа. Значительные площади занимали болота разных типов, большей частью верховые (Горышина, 1993).

Освоение этой территории положило начало коренному изменению почвенного и растительного покрова. К настоящему времени созданы искусственные зеленые насаждения с участием многих экзотических видов (Булыгин и др., 1991). Сильно преобразованные остатки естественной растительности сохранились в некоторых городских парках (Сосновка, Удельный, Шуваловский парки и др.). На окраинах города обширные лесные площади замещены полями, лугами, плодовыми насаждениями; почвы мелиорированы и окультурены. В сохранившихся лесных массивах вследствие многократных вырубок и пожаров хвойные породы вытеснены мелколиственными (березой и осиной). Часть этих лесов преобразована в лесопарки (Тюльпанов, 1964). Отчасти на основе естественной растительности созданы дворцовые парки Павловска, Царского Села, Петродворца, Ломоносова, вошедших ныне в черту города (Даринский, 1993).

Население С.-Петербурга на 1991 г. составляло более 5 млн человек (Даринский, 1993). Центральные районы, занимающие 0.8 % площади города, наиболее плотно застроены и густо населены: здесь сосредоточено 11 % жителей. В этих районах находятся свыше 700 памятников архитектуры XVIII и первой половины XIX в., многие исторические сады и парки. Всего же в городе насчитывается 37 парков (2202.6 га), 168 садов (792.5 га), 607 скверов (947.8 га) (Экологический атлас..., 1992).

В городе развита энергетическая, химическая, нефтехимическая, лесообрабатывающая, легкая промышленность, судостроение, машиностроение; работают 8 районных и 3 промышленные ТЭЦ (Даринский, 1993); имеется 5 железнодорожных вокзалов.

Сбор лишайников проводился нами в 1990—1995 гг. Территория города была разбита на квадраты размером 1 × 1 км, внутри которых тщательно обследовались различные субстраты — кора деревьев, фундаменты зданий, почва, гниющая древесина, железобетонные конструкции и т. п. Были изучены различные местообитания — 76 исторических садов и парков (площадь 1760 га, заложены в XVIII—начале XX в., находятся под охраной государства), 3 арборетума, 75 современных садов, парков, бульваров и других объектов озеленения города (площадь 1693 га), 26 некрополей (площадь 1068.5 га), 54 набережные (облицованные гранитом, бетоном, деревом, общей протяженностью 126 км), жилые кварталы и автодороги (в С.-Петербурге свыше 1800 улиц, общая длина которых более 3 тыс. км; Даринский, 1993).

Всего было собрано и определено 6520 образцов лишайников. Названия видов приведены по работе R. Santesson (1993).

Результаты и их обсуждение

В результате проведенных исследований в пределах административной границы С.-Петербурга выявлено 130 видов лишайников (см. таблицу). По числу видов наиболее представлены во флоре роды *Cladonia* (16 видов), *Lecanora* (13), *Melanelia* (6), *Physcia* (5), *Physconia* (5 видов), обитающие в основном в садах и парках.

По морфологическому строению среди найденных видов преобладают накипные (55 видов, или 42.3 %), затем идут листоватые (41 вид, или 31.6 %) и кустистые (34 вида, или 26.1 %). По-видимому, это связано с влиянием городских условий: меньшая поверхность соприкосновения с загрязненной средой способствует большей вероятности выживания. Кроме того, уменьшается и вероятность механического повреждения. Среди выявленных морфологических отклонений можно отметить характерную диспигментацию талломов *Hypogymnia physodes*, *Physcia stellaris*, *P. dubia*, побурение слоевищ *Parmelia sulcata*, бугорчатость талломов *Hypogymnia physodes*, *Physcia stellaris*, пролификацию апотециев *Lecanora argentata*, а также очень мелкие размеры (до 2—3 мм) многих лишайников в загрязненных местах.

Бóльшая часть лишайников обитает на коре деревьев, субстрате, наиболее подходящем для них в городе (102 вида, или 78.5 % от общего числа видов). На каменистом субстрате (в основном это набережные, памятники некрополей, фундаменты, парковые сооружения и валуны на берегу залива) найдено 24 вида (8.5 %).

Лишайники С.-Петербурга, их местообитания и субстраты

Лишайники	Частота встречаемости	Местообитания								Субстраты				
		1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5
Acarospora oligospora (Nyl.) Arnold	I	+									+			
Anaptychia ciliaris (L.) Körb.	II			+						+				
Arthonia radiata (Pers.) Ach.	I	+								+				
Bacidia circumspecta (Nyl. ex Vain.) Malme	I			+						+				
B. inundata (Fr.) Körb.	III	+		+		+					+			
B. phacodes Körb.	I	+								+				
Biatora helvola Körb. ex Hellb.	II			+						+				
Bryoria furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw.	I	+								+				
B. fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	I	+								+				
B. glabra (Motyka) Brodo et D. Hawksw.	I	+								+				
B. implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw.	II			+						+				
B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw.	I	+								+				
B. subcana (Nyl. et Stiz.) Brodo et D. Hawksw.	II	+								+				
Buellia disciformis (Fr.) Mudd	II	+		+						+				
B. punctata (Hoffm.) A. Massal.	I	+								+				
Calicium viride Pers.	I	+								+				
Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.	I		+							+				

Продолжение таблицы

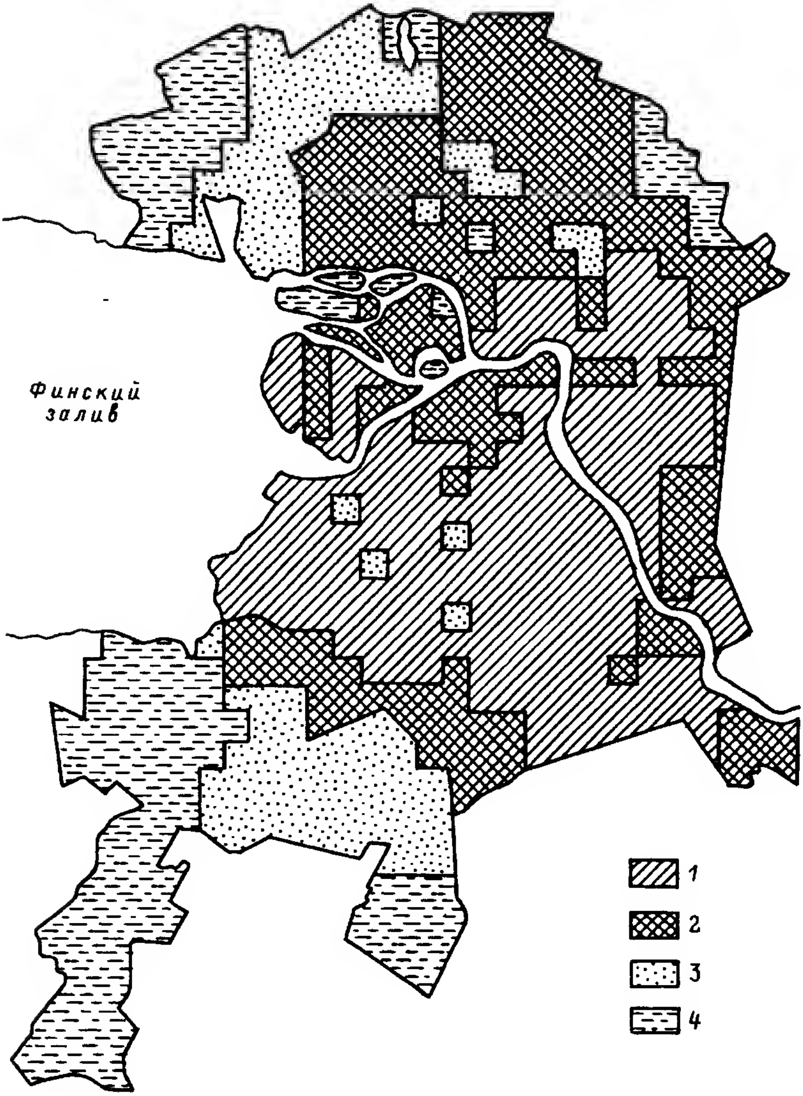
Лишайники	Частота встречаемости	Местообитания								Субстраты				
		1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5
Caloplaca decipiens (Arnold) Blomb. et Forssell	I	+									+			
C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
C. lobulata (Flörke) Hellb.	I			+						+				
Candelaria concolor (Dicks.) Stein	II	+								+				
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.	IV	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+
C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg.	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	
Cetraria chlorophylla (Willd. in Humb.) Vain.	III	+	+	+		+				+			+	
C. islandica (L.) Ach.	II			+								+		
C. sepincola (Ehrh.) Ach.	IV	+	+	+		+	+			+			+	
Cetrelia olivetorum (Nyl.) W. L. Culb. et C. F. Culb.	I	+								+				
Chaenotheca chrysocephala (Turner ex Ach.) Th. Fr.	I			+						+				
C. ferruginea (Turner et Borrer) Mig.	III	+		+	+					+				
Cladonia botrytes (K. G. Hagen) Willd.	I			+									+	
C. cenotea (Ach.) Schaer.	II	+		+									+	
C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	II	+	+							+			+	
C. coniocraea (Flörke) Spreng.	IV	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	
C. cornuta (L.) Hoffm.	I		+	+									+	
C. digitata (L.) Hoffm.	I	+								+				
C. fimbriata (L.) Fr.	IV	+	+	+	+	+				+		+	+	
C. furcata (Huds.) Schrad.	I			+									+	
C. gracilis (L.) Willd.	III	+		+	+							+	+	
C. macilenta Hoffm.	I				+					+				
C. ochrochlora Flörke	I	+								+				
C. pyxidata (L.) Hoffm.	I	+									+			
C. ramulosa (With.) J. R. Laundon	I					+				+				
C. rangiferina (L.) Weber ex F. H. Wigg.	II			+								+	+	
C. stellaris (Opiz) Pouzar et Vězda	I			+								+		
C. subulata (L.) Weber ex F. H. Wigg.	II	+		+						+		+		
Evernia mesomorpha Nyl.	II	+								+				
E. prunastri (L.) Ach.	IV	+	+	+	+	+				+				
Flavoparmelia caperata (L.) Hale	I	+								+				
Graphis scripta (L.) Ach.	II	+	+							+				
Hypocenomyce scalaris (Ach.) M. Choisy	IV	+	+	+	+					+			+	
Hypogymnia physodes (L.) Nyl.	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	
H. tubulosa (Schaer) Hav.	III	+			+					+				
Imshaugia aleurites (Ach.) S. L. F. Meyer	I	+								+				
Lecania cyrtella (Ach.) Th. Fr.	II		+	+						+				
L. dubitans (Nyl.) A. L. Sm.	I			+						+				
L. fuscella (Schaer.) A. Massal.	I			+						+				
L. prasinoides Elenk. var. *suaveolens* Elenk.	I			+						+				

Лишайники	Частота встречаемости	Местообитания								Субстраты				
		1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5
Lecanora albescens (Hoffm.) Branth et Rostr.	I	+									+			
L. allophana Nyl.	IV	+	+	+	+	+	+		+	+				
L. argentata (Ach.) Malme	IV	+	+	+	+	+	+		+	+				
L. carpinea (L.) Vain.	IV	+	+	+		+				+				
L. crenulata Hook	IV	+	+	+	+	+	+		+		+			+
L. dispersa (Pers.) Sommerf.	IV	+	+		+	+	+				+			+
L. hagenii (Ach.) Ach.	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+
L. impudens Degel.	I	+								+				
L. muralis (Schreb.) Rabenh.	II	+			+						+			+
L. polytropa (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh.	I	+									+			
L. pulicaris (Pers.) Ach.	I			+						+				
L. symmicta (Ach.) Ach.	IV	+	+	+	+	+	+		+	+				
L. varia (Hoffm.) Ach.	II	+											+	
Lecidella euphorea (Flörke) Hertel in Hawksw., P. James et Coppins	III	+	+	+						+				
Lepraria incana (L.) Ach.	IV	+	+	+	+	+				+	+		+	
Loxospora elatina (Ach.) A. Massal.	I			+						+				
Melanelia exasperata (De Not.) Essl.	III	+	+		+					+				
M. exasperatula (Nyl.) Essl.	IV	+	+	+	+	+	+		+	+				+
M. fuliginosa (Fr. ex Duby) Essl. in Egan	I	+								+				
M. olivacea (L.) Essl.	II	+		+						+				
M. septentrionalis (Lynge) Essl.	II	+		+						+				
M. subargentifera (Nyl.) Essl.	II	+								+				
M. subaurifera (Nyl.) Essl.	II	+								+				
Micarea prasina Fr.	II	+								+				
Neofuscelia verruculifera (Nyl.) Essl.	II	+		+						+				
Opegrapa rufescens Pers.	II	+		+						+				
Parmelia sulcata Taylor	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl.	IV	+	+	+	+					+			+	
Peltigera canina (L.) Willd.	II	+		+	+						+	+	+	
P. didactyla (With.) J. R. Laundon	II	+		+								+		
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.	I			+								+		
P. rufescens (Weis.) Humb.	II	+		+								+		
Pertusaria albescens (Huds.) M. Choisy et Werner	I	+								+				
P. amara (Ach.) Nyl.	I	+								+				
P. coccodes (Ach.) Nyl.	I	+								+				
Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg	I			+						+				
P. nigricans (Flörke) Moberg	II	+	+							+				
P. orbicularis (Neck.) Moberg	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
Phlyctis agelaea (Ach.) Flot.	III	+								+				
P. argena (Spreng.) Flot.	III	+								+				
Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier	III	+	+	+	+					+				
P. caesia (Hoffm.) Fürnr.	II	+									+			
P. dubia (Hoffm.) Lettau	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
P. stellaris (L.) Nyl.	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
P. tenella (Scop.) DC.	IV	+		+	+	+	+			+				
Physconia detersa (Nyl.) Poelt	II	+	+							+				
P. distorta (With.) J. R. Laundon	IV	+	+	+	+		+		+	+				
P. enteroxantha (Nyl.) Poelt	II	+								+				
P. grisea (Lam.) Poelt	I	+								+				
P. perisidiosa (Erichsen) Moberg	I	+								+				

Лишайники	Частота встречаемости	Местообитания								Субстраты				
		1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5
Platismatia glauca (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb.	II	+								+				
Pleurosticta acetabulum (Nick.) Elix et Lumbsch, Kothe et Elix	I	+								+				
Porina aenea (Wallr.) Zahlbr.	I	+								+				
Pseuevernia furfuracea (L.) Zopf	II			+						+				
Ramalina calicaris (L.) Fr.	I	+								+				
R. farinacea (L.) Ach.	II	+				+				+				
R. fastigiata (Pers.) Ach.	II	+								+				
R. pollinaria (Westr.) Ach.	II	+								+				
R. roesleri (Hochst. ex Schaer.) Nyl.	I	+								+				
R. subfarinacea (Nyl. ex Cromb.) Nyl.	I	+								+				
Rimularia limborina Nyl.	I	+									+			
Rinodina exigua (Ach.) Gray	II			+						+				
Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
Strangospora pinicola (A. Massal.) Körb.	II	+								+				
Usnea hirta (L.) Weber ex F. H. Wigg	III	+		+						+				
Verrucaria muralis Ach.	IV	+	+		+	+	+	+			+			+
V. nigrescens Pers.	III	+			+						+			+
Vezdaea aestivalis (Ohlert) Tscherm.-Woess et Poelt	II	+			+					На дерновинках мха				
Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai	IV	+	+	+	+	+	+		+	+				
Xanthoparmelia conspersa (Ach.) Hale	I	+									+			
Xanthoria fallax (Hepp) Arnold	II	+		+						+				
X. parietina (L.) Th. Fr.	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
Всего 130 видов		105	40	68	38	31	24	12	20	102	24	11	23	12

Примечание. Местообитания: 1 — исторические парки, включая арборетумы; 2 — современные парки; 3 — лесопарки; 4 — некрополи; 5 — набережные; 6 — жилые кварталы; 7 — промышленная зона; 8 — автодороги и шоссе. Субстраты: 1 — кора; 2 — камни; 3 — почва; 4 — древесина; 5 — искусственный субстрат (бетон, чугун, кирпич и т. п.). Частота встречаемости: I — единично; II — редко (2—20 %); III — обычно (21—60 %); IV — часто (>61 %).

На гниющей древесине (старые заборы, пни, столбы) обнаружены 23 вида (17.7 %). Напочвенных видов немного — всего 11 (или 8.5 %), что объясняется особенностями городских условий (сильным вытаптыванием, развитием травянистого покрова газонов). Напочвенные лишайники располагаются в основном в парках, ближе к стволам деревьев. Особую группу образуют лишайники, обитающие на искусственных субстратах, созданных человеком, — цементе, бетоне, кирпиче и даже на пластмассе



Карта распространения лишайников С.-Петербурга.
Число видов лишайников: *1* — 1—5; *2* — 6—10; *3* — 11—15; *4* — >15.

(*Melanelia exasperatula* — на пластмассовой крыше качелей в парке). Таких видов 12 (или 9.2 %), это, как правило, широко распространенные нитрофильные лишайники.

Бóльшая часть лишайников предпочитает вполне определенные местообитания (см. таблицу). Подавляющее большинство их встречено в старинных исторических парках (105 видов, или 80.8 %), причем 47 видов (или 36.2 %) обитают только здесь. По-видимому, в этих парках происходит определенная стабилизация условий произрастания, которые приближаются к естественным. В лесопарковой зоне, где найдено 68 видов, в современных садах и парках, где встречено 40 видов, наоборот, наблюдается значительное обеднение лихенофлоры, связанное с изменением местообитаний (окультуренные леса и вновь разбитые сады и парки). Своеобразные условия складываются на территории городских некрополей (38 видов) (Малышева, 1995а), арборетумов (Малышева, 1995б), на набережных (31 вид). Особенностями петербургских набережных являются их значительная протяженность (130 км) и облицовка их камнем. Лишайники, поселяющиеся в этих условиях, приурочены главным образом к цементным стыкам блоков, где хоть на какое-то время задерживается влага. Деревья внутриквартального озеленения, фундаменты зданий, различные железобетонные конструкции заселяются лишайниками незначительно (24 вида). Здесь в первую очередь сказываются атмосферные загрязнения, так же как в промышленных зонах (12 видов) и на автодорогах (20 видов). Влиянию этого фактора, лихеноиндикации и сравнению лихенофлоры С.-Петербурга с лихенофлорами других городов будет посвящена специальная статья.

При рассмотрении распределения лишайников в целом по городской территории (см. рисунок) отмечено уменьшение числа видов по градиенту «центр города—окраина», связанное с перечисленными выше факторами. В то же время наблюдаются отдельные «островки биоразнообразия» даже в индустриальных и центральных районах города.

В географическом отношении большая часть городских лишайников (около 40 %) относится к широко распространенным в мире мультизональным видам, а роль бореальных и неморальных видов (примерно по 23 %) в сложении современной лихенофлоры С.-Петербурга одинакова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисов А. А. Климат // Природа Ленинграда и его окрестностей. Л., 1964. С. 7—20.

Булыгин Н. Е., Связева О. А., Фирсов Г. А. Дендрологические фонды садов и парков Ленинграда. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991. № 2790-В91. 66 с.

Горышина Т. К. Растительный мир старого Петербурга // Невский архив. Историко-краеведческий сб. М.—СПб., 1993. С. 287—313.

Даринский А. В. География Санкт-Петербурга. Природа, население, экономика, районы города. СПб., 1993. 84 с.

Знаменская О. М. Рельеф // Природа Ленинграда и его окрестностей. Л., 1964. С. 21—29.

Климат Ленинграда. Л., 1982. 252 с.

Малышева Н. В. Лишайники исторических некрополей Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1995а. Т. 80. № 10. С. 74—78.

Малышева Н. В. Лишайники арборетумов Санкт-Петербурга и его окрестностей // Бот. журн. 1995б. Т. 80. № 8. С. 54—64.

Миняев Н. А. Растительность и флора // Природа Ленинграда и его окрестностей. Л., 1964. С. 52—72.

Нежиховский Р. А. Река Нева и Невская губа. Л., 1981. 112 с.

Покровская Т. В., Бычкова А. Т. Климат Ленинграда и его окрестностей. Л., 1967. 199 с.

Тюльпанов Н. М. Пригородные леса и лесопарки // Природа Ленинграда и его окрестностей. Л., 1964. С. 73—92.

Санкт-Петербург—Петроград—Ленинград. Энциклопедический справочник. М., 1992. 687 с.

Экологический атлас Санкт-Петербурга. СПб., 1992. Л. 8.

Santesson R. The lichens and lichenocolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 VII 1995

SUMMARY

The state of modern lichen flora of St. Petersburg (130 lichen species, 6520 samples, collected in 1990—1995 using the method of net cartographing; net size is 1 × 1 km) is considered. Different habitats (historical and modern parks, arboreta, cemeteries, embankments, industrial areas, roads) are analysed. Morphological, substrate and geographical characteristics are given. The total species number describes from the center to environs with some «biodiversity islets» is noticed. The map of lichen distribution is given.

УДК 582.918.2 : 0.69

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

© Н. Н. Имханицкая

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ МИРСИНОВЫХ (*MYRSINACEAE*) В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, LE). 1. ПАЛЕОТРОПИЧЕСКИЕ ТАКСОНЫ РОДА *ARDISIA*

N. N. IMKHANITSKAYA. TYPE SPECIMENS OF *MYRSINACEAE* IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (St. PETERSBURG, LE). 1. PALAEOTROPICAL TAXA OF THE GENUS *ARDISIA*

Приведен аннотированный список типовых образцов (76 гербарных листов), относящихся к 53 палеотропическим видам и 8 разновидностям рода *Ardisia* (включая *Afrardisia*) (*Myrsinaceae*), хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург). Кроме первоначального научного названия таксона (базионима) с номенклатурной цитатой и текста гербарной этикетки в LE, приведены категория типа, число листов, сведения о местонахождении типовой коллекции в других гербариях и принятое название вида. Типовой материал включает в себя 1 изонеотип, 17 изолектотипов (11 из них выбраны автором), 43 изотипа, 13 изосинтипов и 2 изопаратипа.

Исследование, результаты которого изложены в данной статье, проводилось в рамках проекта «Типовая коллекция Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE)», выполняемого под руководством А. Л. Тахтаджяна группой монографов и систематиков Гербария БИН, специалистов по ряду родов и семейств цветковых растений. Осуществление этого проекта, где предусмотрены выделение типового материала из фондов Гербария, включая так называемый «академический» гербарий, и его каталогизация, публикация аннотированных списков типовых образцов изучаемых семейств и родов и одновременно создание компьютерной базы данных по типовой коллекции, хранящейся в LE, положит начало составлению «Каталога типовых образцов сосудистых растений Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE)», который необходим ботаникам всего мира.

Настоящей статьей открывается серия публикаций в Ботаническом журнале о наиболее интересных ботанических материалах по семейству мирсиновых (*Myrsinaceae*), хранящихся в LE. Гербарная коллекция сем. *Myrsinaceae* сравнительно невелика (около 2890 гербарных листов) и не отражает всего его многообразия: более 1000 видов из 38 родов этого семейства широко распространены в тропических и субтропических, реже — в умеренных областях обоих полушарий. Однако коллекция является исключительно ценной, поскольку более чем на 80 % состоит из богатых типовым материалом сборов многих известных ботаников и коллекторов XIX—первой половины XX в. Значительная часть гербарной коллекции мирсиновых в LE (в том числе многие типовые образцы) была определена в 1901 г. немецким ботаником C. Mez, монографом сем. *Myrsinaceae*, но изученный им материал, хранящийся в Санкт-Петербурге, за немногими исключениями, не вошел в его монографию в «Pflanzenreich» (Mez, 1902), опубликованную годом позже.

В этой и в двух последующих статьях будут опубликованы типовые материалы палеотропических видов и разновидностей этого семейства. Они представлены в LE 257 гербарными листами (всего в LE хранится 1195 листов гербария мирсиновых тропических областей Восточного полушария), относящимися к 183 таксонам из 17 родов семейства мирсиновых, и включают в себя изолектотипы (46, 39 из них выбраны автором), 119 изотипов и 90 изосинтипов. Более четверти всех типовых образцов (76 для 61 таксона) принадлежат роду *Ardisia* Sw. (включая *Afrardisia* Mez). Типовой материал палеотропических видов в LE был определен, кроме C. Mez, К. И. Максимовичем, E. G. Baker, J. Hallier (14 XI 1916), J. Hutchinson, E. D. Merrill (VI 1927, VII 1936), S. Moore и H. Sleumer (1985 г.).

По богатству типовыми образцами среди гербарных материалов палеотропических мирсиновых выделяются ботанические сборы H. Cuming (Филиппинские о-ва, 1837—

1839 гг.), гербарий датского ботаника N. Wallich, включающий в себя также сборы ряда других коллекторов (W. Gomez, B. Heyne, W. Jack, G. Porter, R. Wight и др.; см.: Majumdar, Banerjee, 1976) (Индия, Мьянма, п-ов Малакка, Сингапур, о-в Шри-Ланка), коллекции P. W. Korthals (острова Калимантан, Суматра), G. H. K. Thwaites (о-в Шри-Ланка), H. O. Forbes (острова Суматра, Ява, Тимор, Новая Гвинея), B. Balansa (Северный Вьетнам, Тонкин; о-в Новая Каледония), J. M. Hildebrandt (о-в Мадагаскар) и A. D. E. Elmer (Филиппинские о-ва).

Помимо указанных, в LE хранятся также ботанические сборы мирсиновых многих других известных ботаников, коллекторов и путешественников прошлого столетия: из тропической Азии (O. Beccari, C. L. Blume, A. Chamisso, W. Griffith, J. W. Helfer, F. W. Junghuhn, T. Lobb, G. King и его коллекторов, R. W. Squires, J. E. Teijsmann (=Teysmann), H. Zollinger), с о-ва Новая Гвинея (M. Hollrung) и Австралии (R. Brown, J. Dallachy, F. von Mueller, F. Schultz), с островов Океании (E. F. Deplanche, G. Forster, F. Fullagar, A. A. Heller, J. Horne, T. Lécard, J. A. I. Pancher, R. Schlechter, H. Storck, E. Vieillard, H. Wawra), Маскаренских (I. B. Balfour, L. H. Boivin, F. W. Sieber) и Коморских (L. Humblot) островов, а также из тропической Африки (G. Mann, P. R. Preuss, G. W. Schimper, A. Staudt, G. Volkens, G. A. Zenker), содержащие типовые образцы.

Типовая коллекция мирсиновых в LE представлена лишь дубликатами типов, однако ценность ее бесспорна. Судя по имеющимся сведениям (см.: Hiepko, 1987), гербарий *Myrsinaceae* (включая типы), хранившийся в Ботаническом музее в Берлине-Далеме (B), очевидно, был полностью утрачен во время Второй мировой войны. Если будет достоверно установлено, что голотипы и синтипы целого ряда палеотропических видов, описанных Mez и другими ботаниками по сборам Humblot, Hollrung, Mann, Schlechter, Volkens, Zenker и некоторых других коллекторов, находившиеся в B, не сохранились, то дубликаты этих типов, хранящиеся в LE, могут быть указаны в качестве лектотипов *Ardisia imperialis* K. Schum., *Myrsine neurophylla* Gilg, *M. rhododendroides* Gilg, *Oncostemon humblotii* Mez, *O. pendulum* Mez, *Rapanea robusta* Mez, *Tapeinosperma laeve* Mez, *T. minutum* Mez, *T. pulchellum* Mez, *T. schlechteri* Mez, *T. squarrosum* Mez и др.

При выделении типового материала мы столкнулись с необходимостью лектотипификации названий целого ряда таксонов мирсиновых, принадлежащих родам *Ardisia*, *Baeobotrys* J. R. et G. Forst. (=*Maesa* Forssk.), *Embelia* Burm. f., *Grenacheria* Mez, *Maesa* Forssk., *Myrsine* L., *Rapanea* Aubl., *Tapeinosperma* Hook. f. и, в частности, описанных N. Wallich в его дополнениях во «Flora Indica» (Roxburgh, 1824; издание W. Carey) по сборам Heyne, Jack и Porter (Индия, Западная Малайзия (Пинанг), Сингапур), R. Scheffer (1867) — по материалам Korthals (острова Суматра и Калимантан), C. Mez (1902) — по образцам Dallachy (северо-восточная Австралия), Fullagar (о-в Лорд-Хау) и Mueller (юго-восточная Австралия), а также другими ботаниками (Blume, F. A. W. Miguel, F. Mueller, C. J. Pitard). Авторы этих таксонов при их обнародовании не указали голотипы и не процитировали в протологах какие-либо гербарные образцы.

Как мы уже указывали (Имханицкая, 1996), многие виды мирсиновых Wallich, приведенные им без описаний (nomina nuda) в «Numerical list» (Wallich, 1828—1849), более известном как «Wallich's Catalogue», были валидизированы публикацией описаний Alph. de Candolle (1834, 1844) и Mez (1902). De Candolle (1834, 1844) и C. Clarke (1882), а также Mez (1902) по богатейшим материалам Wallich описали многочисленные таксоны.

Далее приведен аннотированный список хранящихся в LE типовых образцов палеотропических видов и разновидностей рода *Ardisia* (включая *Afrardisia*). Они расположены в алфавитном порядке. Кроме первоначального научного названия таксона (базионима) с номенклатурной цитатой и категории типа, даны подлинный текст гербарной этикетки в LE, число гербарных листов, имеющиеся сведения о местонахождении типовой коллекции в других гербариях (в скобках) и принятое название вида (в квадратных скобках) со ссылкой на монографию или определение на гербарном экземпляре. При лектотипе указана фамилия ботаника, осуществившего его выбор, или «Imkhanitskaya, h. l.» (от лат. hoco loco — здесь), если лектотип или изолектотип обозначен нами в процессе работы. Цитаты из протологов приведены лишь в случаях какого-либо несоответствия гербарной этикетки типового образца в LE протологу, при лектотипификации названия таксона, произведенной нами, а также для видов, описанных по материалам H. Cuming, H. O. Forbes и H. Zollinger. Для последних видов указаны дополнительные сведения о месте сбора типовых коллекций (Zollinger, 1855; Merrill, 1915; Moore, 1925; Sleumer, 1988). При цитировании гербарных образцов Wallich («Numer. list») мы следуем общепринятой форме (Majumdar, Banerjee, 1976). Приведенная для ряда видов информация о местонахождении типовых образцов в G (G-DC) (De Candolle's Prodromus herbarium) и NY (New York Botanical Garden vascular plant type herbarium) основана на изучении микрофиш (IDC 2562; Holmgren et al., 1985), хранящихся в LE. Сокращения фамилий авторов при названиях растений даны по сводке «Authors of plant names...» (1992), названий гербариев — по работе P. Holmgren с соавт. (1981).

1. *Afrardisia platyphylla* Gilg et Schellenb. 1912, in Engl., Bot. Jahrb. 48, 3/4 : 514; De Wit, 1958, Blumea, Suppl. 4 : 257, fig. 11.

Isoneotypus: Tropical West Africa, «Kamerun, Bipinde, Urwaldgebiet, 1912, N 4592, G. Zenker (sub nom. *Afrardisia haemantha* Mez)». (Neotypus G, isoneotypi HBG, K (De Wit, 1958 : 257); BM (Taton, 1979 : 111); holotypus («Kamerun, Nkolebunde, bei Batanga, 23 Okt. 1908, N 939, Ledermann») B (утрачен)). — [=*Ardisia platyphylla* (Gilg et Schellenb.) Taton, 1979 : 111].

2. *Ardisia angustifolia* A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 134.

Isotypi: «Ins[ulae] Philippinae, I[sland] Samar, N 1711, H. Cuming. Herb. Fischer (sub nom. *A. angustifolia* A. DC.; confirm. Mez, 1901 in sched.)»; «Ins[ulae] Philippinae, sine loco, 1841, N 1711, H. Cuming. Herb. Acad. Petrop. (sub nom. *A. candolleana* (Kuntze) Mez (*A. angustifolia* A. DC.))». (Holotypus G-BOIS). — [=*A. candolleana* (Kuntze) Mez, 1902 : 138].

Протолог: «in Philippinis (Cuming! n. 1711)... (v. in h. Boiss.)».

[«Island of Samar», см.: E. Merrill, 1915 : 183].

3. *A. attenuata* Wall. ex A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 119, non Miq. 1859; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 131; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 131 (cum auct. Wall.); Wall. Numer. list: 68, N 2286, p. p. (1830), nom. nud.

Isotypus: South Myanmar, «W. Gomez in Wall. Numer. list N 2286, p. p., Tavoy (Fors duo distincta spec.) (sub nom. *A. attenuata* Wall.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 131. N 56. card N 1447!).

В Гербарии Wallich под № 2286 («*Ardisia attenuata*») смешаны 2 вида — *A. attenuata* Wall. ex A. DC. и *A. oblonga* A. DC. (De Candolle, 1834 : 121). Гербарный экземпляр № 2286, хранящийся в LE, определен Mez в 1901 г. как *A. attenuata*.

4. *A. boissieri* A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 129.

Isotypi: «Ins[ulae] Philippinae, Mindoro, N 1568, H. Cuming. Herb. Fischer (sub nom. *A. boissieri* A. DC.; confirm. Mez, 1901 in sched.)»; «Ins[ulae] Philipp[inae], sine loco, 1841, N 1568, H. Cuming. Herb. Acad. Petrop. (sub nom. *A. boissieri* A. DC.)». (Holotypus G-BOIS).

Протолог: «in Philippinis (Cuming! n. 1568)... (v. in h. Boiss.)».

[«Island of Mindoro», см.: Merrill, 1915 : 183].

5. *A. borneënsis* Scheff. 1867, Comm. Myrs. Archip. Ind.: 79; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 113 («*borneensis*»).

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Borneo, sine num., Korthals. Communicat.

ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *Ardisia borneensis* Scheff.; confirm. Mez, 1901 in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) L).

Протолог: «Borneo, in regione flum. Doeson, prope Poenie, in monte Prarawin, ad flum. Tewe (Korthals)».

6. *A. chrysophylloides* Miq. 1861, Fl. Ind. Bat. Suppl. 1. Prodr. fl. Sumatr.: 247, 574.

Isotypus: «Archipel[agus] Ind[icus], Bangka, m[ons] Boei, Teysmann. Herb. Hort. Bot. Bog. N 7613 (sub nom. *A. chrysophylloides* Miq.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus BO). — [=*A. tuberculata* Wall. ex A. DC., fide Mez, 1902 : 112 (cum auct. Wall.)].

7. *A. clemensiae* Elmer, 1910, Leafl. Philipp. Bot. 2 : 665 («*clementis*»).

Isotypus: «Philippine Islands, Island of Mindanao, Todaya (Mt. Apo), District of Davao, August, 1909, N 11271, A. D. E. Elmer (sub nom. *A. clementis* Elmer)».

8. *A. complanata* Wall. 1824, in Roxb. Fl. Ind., ed. Carey, 2 : 280; Wall. Numer. list: 68, N 2277 (1830), nom. nud.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): Malay Peninsula, «Wall. Numer. list N 2277, Penang, 1822 (sub nom. *Ardisia complanata* Wall.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) K-W). — [=*A. colorata* Roxb., fide Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 113].

Протолог: «Found by Mr. George Porter on the hills of the island of Pinang, in flower and fruit in the beginning of the year».

9. *A. crassifolia* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 130.

Isotypi: «Java, sine loco, N 442, Zollinger (sub nom. *A. speciosa* Blume)» (3).

Протолог: «Java, Zollinger n. 442».

[«In sylvis pr. Tjikoya», см.: Zollinger, 1855 : 60].

10. *A. crassinervosa* E. Walker, 1940, Philipp. Journ. Sci. (Bot.), 73, 1-2 : 86, text fig. 14.

Isotypus: South China, «Hainan, Paak Shek Shan (Lam Ko-Chung Mai Districts), Siu San Shue, growing on dry ground, forest; 3 ft; fr. red, June 13, 1928, L. U. N 17423 (Tsang Wai-Tak field N 674). Ex Herb. N. Y. Bot. Gard. (*A. crispa* (Thunb.) A. DC., fide Merrill in sched.)». (Holotypus UC (sub N 356771); isotypi A, US (Walker, 1940 : 88)).

Isoparatypus: South China, «Hainan, Ka Chik Shan and vicinity (Ch'ang-kiang District), fairly common; dry, gentle slope, sandy soil, thicket; woody, erect, ht. 2m, diam. 3 cm; flower red, Dec. 25, 1933, N 2961, S. K. Lau (*A. crassinervosa* E. Walker, fide Merrill in sched.)». (Paratypus A (Walker, 1940 : 88)). (См. также: Имханицкая, 1996).

11. *A. cumingiana* A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 136.

Isotypi: «Ins[ulae] Philippinae, Luzon, South Ilocos, N 1155, H. Cuming. Herb. Fischer (sine nom.; *A. cumingiana* A. DC., fide K. J. Maximowicz in sched.; Mez, 1901 in sched.)»; «Ins[ulae] Philipp[inae], sine loco, 1841, N 1155, H. Cuming. Herb. Acad. Petrop. (sub nom. *A. cumingiana* A. DC.)». (Holotypus G-BOIS).

Протолог: «in Philippinis (Cuming! N 1155)... (v. in h. Boiss.)».

[«Province of South Ilocos, [Ilocos Sur], Luzon», см.: Merrill, 1915 : 183].

12. *A. disticha* A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 129.

Isotypi: «Ins[ulae] Philippinae, Luzon, Albay, N 849, H. Cuming. Herb. Fischer (sub nom. *A. disticha* A. DC.; confirm. Mez, 1901 in sched.)»; «Ins[ulae] Philipp[inae], sine loco, 1841, N 849, H. Cuming. Herb. Acad. Petrop. (sub nom. *A. disticha* A. DC.)»; sine loco, «N 849, [Cuming] (sine nom.)». (Holotypus G-BOIS).

Протолог: «in Philippinis (Cuming! n. 849)... (v. in h. Boiss.)».

[«Province of Albay, Luzon», см.: Merrill, 1915 : 183].

13. *A. forbesii* S. Moore, 1914. Journ. Bot. (London), 52 : 291 («*Ardisia* (*Acrardisia*)»); id. 1923, Journ. Bot. (London), 61, Suppl.: 29, p. p.; Sleumer, 1988, Blumea, 33, 1 : 124.

Isosyntypus: «New Guinea, [Mt.] Sogere, N 656, H. O. Forbes (*A. forbesii* S. Moore, fide E. G. Baker in sched.)». (Syntypus BM).

14. *A. fragrans* Elmer, 1910, Leafl. Philipp. Bot. 2 : 664.

Isolectotypus: «Philippine Islands, Island of Mindanao, Todaya (Mt. Apo), District of Davao, September, 1909, N 11647, A. D. E. Elmer (sub nom. *A. fragrans* Elmer)». (Lectotypus US; isolectotypi WRSL (Stone, 1993 : 282); NY, microfiche N 777/A5!).

15. *A. gitingensis* Elmer, 1912, Leafl. Philipp. Bot. 4 : 1498.

Isotypus: «Philippine Islands, Island of Sibuyan, Magallanes (Mt. Giting-Giting), Province of Capiz, May, 1910, N 12430, A. D. E. Elmer (sub nom. *A. gitingensis* Elmer)». (Isotypus NY, microfiche N 777/A6!).

16. *A. hasseltii* Blume var. β. *borneënsis* Scheff. 1867, Comm. Myrs. Archip. Ind.: 87.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Borneo, sine loco, sine num., Korthals. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *Ardisia hasseltii* Blume [var.] β. *borneensis* Scheff.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) L). — [=*A. lanceolata* Roxb., fide Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 122].

Протолог: «Borneo, in regione flum. Doeson, in monte Pamatton, ad flum. Tewe, prope Limbungan (Korthals)».

17. *A. helferiana* Kurz, 1873, Journ. As. Soc. Bengal, 42, 2 : 86; id. 1877, For. Fl. Brit. Burma: 113; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 136.

Isotypus: «Tenasserim and Andamans, N 3589 (Kew Distrib.), Herb. Helfer (sub nom. *Ardisia*; *A. helferiana* Kurz, fide Mez, 1901 in sched.)».

Протолог: «Tenasserim (Helf. 3589)».

Locus classicus *A. helferiana* — Южная Мьянма, Таниитайи (=Тенассерим). Дубликаты Herb. Helfer (Kew Distribution), распространенные в LE, снабжены печатными этикетками, на которых местонахождения растений обозначены как «Tenasserim and Andamans» (см. также далее *A. insularis* Mez).

18. *A. imperialis* K. Schum. 1888, Bot. Jahrb. 9, 2 : 213 («*Ardisia* (*Euardisia*)»); id. 1889, in K. Schum. et Hollrung, Fl. Kaiser Wilhelmsl.: 107; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 98.

Isotypus: «Neu-Guinea, Kaiser Wilhelmsland, Augustafluss, 1886, N 256, M. Hollrung. Ex Museo botanico Berolinensi (sub nom. *A. imperialis* K. Schum.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus B (утрачен?)).

19. *A. insularis* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 111, non Baker, 1877, nom. illeg.

Isotypi: «Tenasserim and Andamans, N 3580 (Kew Distrib.), Herb. Helfer (sub nom. *A. anceps*?; *A. insularis* nob., fide Mez, 1901 in sched.)» (2).

Протолог: «Andamanen oder Tenasserim: Helfer n. 3580».

Locus classicus *A. insularis* не был точно обозначен — Андаманские о-ва (Индия) или Таниитайи (=Тенассерим) (Южная Мьянма). См. также *A. helferiana*.

20. *A. korthalsiana* Scheff. 1867, Comm. Myrs. Archip. Ind.: 57.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Sumatra, sine loco, sine num., Korthals. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *Ardisia korthalsiana* Scheff.; confirm. Mez, 1901 in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) L).

Протолог: «Sumatra — Borneo (Korthals)».

21. *A. kunstleri* King et Gamble, 1905, Journ. As. Soc. Bengal, 74, 2 : 136.

Isosyntypus: «Malay Peninsula, Perak, Larut, 500—800 ft, rocky local, dense jungle, August, 1884, N 6486, Dr. King's Collector (sub nom. *A. kunstleri* King et Gamble)».

22. *A. macrocalyx* Scheff. 1867, Comm. Myrs. Archip. Ind.: 91.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Borneo, sine loco, sine num., Korthals. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *Ardisia macrocalyx* Scheff.; confirm. Mez, 1901 in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) L).

Протолог: «Borneo, in regione flum. Doeson (Korthals)».

23. *A. macrophylla* Reinw. ex Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 13 : 691; A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 132 (cum auct. Blume).

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Java, sine loco, sine num., Blume. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *Ardisia macrophylla* Reinw.; confirm. Mez, 1901 in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) L; isolectotypus P).

Протолог: «Crescit: in montanis Provinciarum occidentalium Javae insulae».

24. *A. marginata* Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 13 : 688; A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 127.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Java, sine loco, sine num., Blume. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *Ardisia marginata* Blume; confirm. Mez, 1901 in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) L; isolectotypus P).

Протолог: «Crescit: in sylvis altioribus montis Burangrang».

25. *A. merrillii* E. Walker, 1942, Journ. Arn. Arbor. 23, 3 : 351, fig. 1 (c—f) («*Ardisia* (§ *Crispardisia*)»).

Isotypus: «Indo-China, Tonkin, Taai Wong Mo Shan, near Chuk-phai, Ha-coi; ht. 7 ft, woody; fairly common, growing in thicket, on dry sandy soil; fl. (err. «fr.») white, fragrant, May 3—June 22, 1939, N 28985, W. T. Tsang (sub nom. *A. merrillii* E. Walker)». (Holotypus A, isotypus US (Walker, 1942 : 351)). (См. также: Имханицкая, 1996).

26. *A. moonii* C. B. Clarke, 1882, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 3, 9 : 523, excl. var.; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 102. — *A. wallichii* auct. non A. DC.: Thwaites, 1860, Enum. pl. Zeyl.: 174.

Isosyntypus: «Ceylon, C. P. N 2667, Thwaites (sub nom. *A. wallichii* A. DC.; *A. moonii* C. B. Clarke, fide Mez, 1901 in sched.)».

27. *A. moonii* C. B. Clarke var. *subsessilis* C. B. Clarke, 1882, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 3, 9 : 523. — *A. humilis* auct. non Vahl: Thwaites, 1860, Enum. pl. Zeyl.: 173.

Isosyntypus: «Ceylon, C. P. N 2829, Thwaites (sub nom. *A. humilis* Vahl)». — [=*A. willisii* Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 140]. Также isosyntypus *A. willisii* Mez (см. далее).

28. *A. nitidula* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 122, non Baker, 1883, nom. illeg.

Isotypi: «Java, sine loco, N 587, Zollinger (sub nom. *A. speciosa* Blume)» (2).

29. *A. odontophylla* Wall. ex A. DC. var. *lobbii* C. B. Clarke, 1882, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 3, 9 : 526.

Isotypus: «Java, sine loco, N 316, Lobb (sine nom.)». — [=*A. odontophylla* Wall. ex A. DC., fide Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 150 (cum auct. Wall.)].

Протолог: «Singapore, Lobb n. 316».

Гербарный образец, хранящийся в LE, скорее всего был собран не на Яве, а в Сингапуре, как указано C. Clarke (1882 : 526) в протологе этой разновидности. Согласно работе E. Merrill (1915 : 184), дубликаты ботанической коллекции профессионального сборщика орхидей T. Lobb (Сингапур, Ява, Калимантан, Лусон) распространялись в различные гербарии с преднамеренно ложными этикетками. Считается, что лишь сет гербария Lobb, хранящийся в Kew (K), был точно этикетирован, хотя это, как указано Merrill, не всегда имеет место. Растения с этикеткой «Ява» в гербариях могли быть в действительности собраны в Сингапуре, на Калимантане или на о-ве Лусон (Филиппинские о-ва).

30. *A. oxyphylla* Wall. ex A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 119; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 130; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 131 (cum auct. Wall.); Wall. Numer. list: 68, N 2291 (1830), nom. nud.

Isotypus: Malay Peninsula, «Wall. Numer. list N 2291, Penang, 1822 (sub nom. *A. oxyphylla* Wall.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 130. N 55. card N 1447!).

31. *A. pauciflora* B. Heyne ex Wall. 1824, in Roxb. Fl. Ind., ed. Carey, 2 : 279, non A. DC. 1844, nec Trimen, 1895; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 104 (cum auct. Heyne ex Roxb.); Wall. Numer. list: 68, N 2270 (1830), nom. nud.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): India, «B. Heyne in Wall. Numer. list N 2270 [A] (sub nom. *Ardisia pauciflora* Herb. Heyn.; *A. pauciflora* B. Heyne, fide Mez, 1901, in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) K-W).

Протолог: «Specimens are preserved in the late Dr. Heyne's hortus siccis. They are labelled „*Ardisia pauciflora*, 20th March, 1817". — No native place is mentioned; but I conjecture it to be Wynaad» [Nilghiri Hills].

32. *A. paupera* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 134; S. Moore, 1925, Journ. Bot. (London), 64, Suppl.: 59.

Isotypi: «Sumatra, sine loco, 1881—82, N 1711, H. O. Forbes (*A. paupera* Mez, fide S. Moore in sched.)»; «Sumatra, sine loco, 1880, N 1711, H. O. Forbes (sub nom. *A. paupera* Mez)». (Holotypus B (утрачен?); isotypus BM).

Протолог: «Sumatra: Forbes n. 1711. — Herb. Berlin».

[«S[umatra]; Penanggoengan, Lampongs, 500 ft», см.: Moore, 1925 : 59].

33. *A. pedalis* E. Walker, 1942, Journ. Arn. Arbor. 23, 3 : 351, fig. 2 (c, d) («*Ardisia* (§ *Crispardisia*)»).

Isotypus: «Indo-China, Tonkin, Taai Wong Mo Shan, near Chuk-phai, Ha-coi; ht. 1 ft, semi-woody; fairly common, growing in thicket, on dry sandy soil; fl. white, fragrant, May 3—June 22, 1939, N 29228, W. T. Tsang (sub nom. *A. pedalis* E. Walker)». (Holotypus A; isotypus US (Walker, 1942 : 351)). (См. также: Имханицкая, 1996).

34. *A. petocalyx* Scheff. 1867, Comm. Myrs. Archip. Ind.: 91.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Sumatra, sine loco, sine num., Korthals. Communicat. ex Herbario Lugdano-Batavo (sub nom. *Ardisia petocalyx* Scheff.; confirm. Mez, 1901 in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) L).

Протолог: «Sumatra, loco non indicato (Korthals)».

35. *A. philippinensis* A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 128.

Isotypi: «Luzon, S[outh] Camarines, N 1467, H. Cuming. Herb. Fischer (sub nom. *A. philippinensis* A. DC.; confirm. Mez, 1901 in sched.)»; «Ins[ulae] Philipp[inae], sine loco, 1841, N 1467, H. Cuming. Herb. Acad. Petrop. (sub nom. *A. philippinensis* A. DC.)». (Holotypus G-BOIS).

Протолог: «In Philippinis (Cuming! n. 1467)... (v. in h. Boiss.)».

[«Province of South Camarines [Camarines Sur], Luzon», см.: Merrill, 1915 : 183].

36. *A. platyclada* King et Gamble, 1905, Journ. As. Soc. Bengal, 74, 2 : 132.

Isosyntypus: «Malay Peninsula, Perak, Goping district, 300—500 ft, limestone hills, rich soil, dense jungle, September 1885, N 8136, Dr. King's Collector (sub nom. *A. platyclada* King et Gamble)».

37. *A. pterocaulis* Miq. var. γ. *elongata* Scheff. 1867, Comm. Myrs. Archip. Ind.: 80. — *A. elongata* Blume ex Scheff. 1867, l. c.: 80, nom. nud.

Isosyntypus: «Sumatra, sine loco, sine num., Korthals. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *A. pterocaulis* Miq. var. *elongata* [Scheff.])». (Syntypus L). — [=*A. pterocaulis* Miq., fide Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 111].

38. *A. pumila* Blume var. γ. *alata* Scheff. 1867, Comm. Myrs. Archip. Ind.: 93.

Isosyntypus: «Sumatra, sine loco, sine num., Korthals. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *A. pumila* Blume [var.] γ. *alata* Scheff.; *Labisia pumila* (Blume) [Fern.-Vill.], fide Mez, 1901 in sched.)». (Syntypus L). — [=*Labisia pumila* (Blume) Fern.-Vill. var. γ. *alata* (Scheff.) Mez, 1902 : 172 (cum auct. var. Scheff.)].

39. *A. pumila* Blume var. β. *lanceolata* Scheff. 1867, Comm. Myrs. Archip. Ind.: 93.

Isosyntypus: «Borneo, sine loco, sine num., Korthals. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *A. pumila* Blume [var.] β. *lanceolata* Scheff.; *Labisia pumila* (Blume) [Fern.-Vill.], fide Mez, 1901 in sched.)». (Syntypus L). — [=*Labisia pumila* (Blume) Fern.-Vill. var. β. *lanceolata* (Scheff.) Mez, 1902 : 172 (cum auct. var. Scheff.)].

40. *A. punctata* Elmer, 1908, Leafl. Philipp. Bot. 2 : 439.

Isotypus: «Philippine Islands, Island of Negros, Dumaguete, Cuernos Mts., Province of Negros Oriental, May, 1908, N 10151, A. D. E. Elmer (sub nom. *A. punctata* Elmer)».

Isoparatypus: «Philippine Islands, Island of Negros, Dumaguete, Cuernos Mts., Province of Negros Oriental, June, 1908, N 10385, A. D. E. Elmer (sub nom. *A. punctata* Elmer)».

41. *A. purpurea* Reinw. ex Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 13 : 684.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Java, sine loco, sine num., Blume. Communicat. ex Herbario Lugduno-Batavo (sub nom. *Ardisia purpurea* Reinw.; confirm. Mez, 1901 in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) L). — [=*A. lanceolata* Roxb., fide Mez (1902 : 122)].

Протолог: «Crescit: in sylvis montanis insularum Javae et Nusae Kambangae».

42. *A. reflexa* Wall. ex A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 122; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 132; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 135 (cum auct. Wall.); Wall. Numer. list: 68, N 2282, p. p. (1830), nom. nud.

Isotypus: South Myanmar, «Wall. Numer. list N 2282, p. p., Martabania, 1827 (sub nom. *A. reflexa* Wall.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 132. N 63. card N 1448!).

В Гербарии Wallich под № 2282 смешаны 2 вида — *A. reflexa* с листьями, волосистыми на нижней стороне, и *A. amherstiana* A. DC. (De Candolle, 1834 : 120; 1844 : 131. «Prope urbem Amherst. prov. Martabaniae, olim Burmanorum») с голыми листьями. Гербарный образец № 2282, хранящийся в LE и определенный Mez в 1901 г. как *A. reflexa* Wall., имеет опушенные листья. (См. также: Имханицкая, 1996).

43. *A. rosea* King et Gamble, 1905, Journ. As. Soc. Bengal, 74, 2 : 150, non Urb. 1908.

Isosyntypus: «Malay Peninsula, Perak, Gunong Batu, 3000—4000 ft, top of rocks, rich soil, jungle, August, 1885, N 8057, Dr. King's Collector (sub nom. *A. rosea* King et Gamble)».

44. *A. serrata* (Cav.) Pers. var. β. *microbotrys* A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 133.

Isotypi: «Ins[ulae] Philippinae, Mindanao, Misamis, N 1634, H. Cuming. Herb.

Fischer (sub nom. *A. serrata* Pers. var. β. *microbotrys* A. DC.)»; «Ins[ulae] Philipp[inae], sine loco, 1841, N 1634, H. Cuming. Herb. Acad. Petrop. (sub nom. *A. serrata* [var.] *microbotrys*)». (Holotypus G-BOIS). — [=*A. serrata* (Cav.) Pers., fide Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 137].

Протолог: «in Philippinis (Cuming! n. 1634 in h. Boiss.). — [«Province of Misamis, Mindanao», см.: Merrill, 1915 : 183].

45. *A. sessilifolia* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 125; S. Moore, 1925, Journ. Bot. (London), 64, Suppl.: 59.

Isotypus: «Sumatra, sine loco, 1881—82, N 1502a, H. O. Forbes (sine nom.)». (Holotypus B (утрачен?); isotypus BM).

Протолог: «Sumatra: Forbes n. 1502a. (Herb. Berlin)».

[«S[umatra]; hills W. of Goenoeng Trang, Lampongs, 380 ft», см.: Moore, 1925 : 59].

46. *A. solanacea* Roxb. var. *elata* King et Gamble, 1905, Journ. As. Soc. Bengal, 74, 2 : 138.

Isosyntypus: «Malay Peninsula, Larut, Perak, Goping, 500—800 ft, limestone, dense jungle, August, 1883, N 4717, Dr. King's Collector (sub nom. *A. solanacea* Roxb. var. *elata* King et Gamble)».

47. *A. spicata* Wall. ex A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 135 («*Ardisia*?»); Wall. Numer. list: 68, N 2273 (1830), nom. nud.

Isotypus: «Wall. Numer. list N 2273, Singapore, 1822 (sub nom. *A.*? *spicata* Wall.; *Labisia pumila* (Blume) [Fern.-Vill.], fide Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 137. N 91. card N 1449 (*A. pumila* Blume)!). — [=*Labisia pumila* (Blume) Fern.-Vill. var. *pumila*, fide Mez (1902 : 172, «α. *genuina* Mez»)].

48. *A. squarrosa* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 110; S. Moore, 1923, Journ. Bot. (London), 61, Suppl.: 29; Sleumer, 1988, Blumea, 33, 1 : 127.

Isolectotypus: «New Guinea, Sogeri region, 1885—86, N 363, H. O. Forbes (*A. squarrosa* Mez, fide Baker in sched.)». (Lectotypus K (Sleumer, 1988 : 127); isolectotypi BM, L, P).

Протолог: «Neu-Guinea: Sogeri Region (Forbes n. 363, 548). — Herb. Kew».

[«New Guinea, Central Dist., Sogere, Meroka», см.: H. Sleumer, 1988 : 127].

49. *A. staudtii* Gilg, 1901, in Engl., Bot. Jahrb. 30, 1 : 99; Taton, 1979, Bull. Jard. Bot. Bruxelles, 49, 1-2 : 112; P. Halliday, 1984, in Fl. Trop. East Afr.: 17. — *Afrardisia staudtii* (Gilg) Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 185; De Wit, 1958, Blumea, Suppl. 4 : 259.

Isolectotypus: Tropical West Africa, «Kamerun, Yaúnde-Station, 800 m s. m., 1890—94, N 382, Zenker et Staudt. Museum botanicum Berolinense (sub nom. *Ardisia staudtii* Gilg; *Ardisia* (?) *staudtii* Gilg, fide Mez, 1901 in sched.)». (Lectotypus BR; isolectotypi K, P (Halliday, 1984 : 17); US (De Wit, 1958 : 260); holotypus B (утрачен?)).

50. *A. storckii* Seem. 1866, Fl. Vitiens.: 150.

Isolectotypus: «Viti or Fiji Islands, 1860, N 897, Storck (sub nom. *A. storckii* Seem. sp. n.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». (Lectotypus K; isolectotypi BM, GH (Smith, 1973 : 38, 40)). — [=*A. brackenridgei* (A. Gray) Mez, fide A. Smith (1973 : 36)].

51. *A. tavoyana* A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 125. — *A. villosa* Roxb. var. β. *mollis* (Blume) A. DC. 1844, Prodr. 8 : 136. — *A. villosa* Wall. Numer. list: 68, N 2280B (1830), nom. nud.

Isotypus: South Myanmar, «W. Gomez in Wall. Numer. list N 2280B, Tavoy (sub nom. *A. villosa*; *A. villosa* Roxb., fide Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 136. N 37. card N 1449 (*A. villosa* Roxb. var. β. *mollis* A. DC.)!). — [=*A. vestita* Wall., fide Mez (1902 : 141)]. (См. также: Имханицкая, 1996).

52. *A. tinctoria* Pit. 1930, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 3, 7 : 817.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Indo-China, Cochinchina, Hué, Jan.—May, 1927, N 360, R. W. Squires (sub nom. *Ardisia tinctoria* Pit.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) P).

Протолог: «Annam: Dac-kiet, prov. de Thanh-hoa; Lang-khoac, prov. de Quang-tri; route de Nha-trang à Ninh-hoa (Poilane); Hué (Squires)».

53. *A. tristanioides* S. Moore, 1923, Journ. Bot. (London), 61, Suppl.: 28 («*Ardisia* (§ *Akosmos*)»).

Isotypus: «New Guinea, Sogeri region, 1885—86, N 381, H. O. Forbes (sine nom.)». (Holotypus BM (Sleumer, 1988 : 123)). — [=*A. gjellerupii* Mez, fide H. Sleumer (1988 : 123)].

Протолог: «Sogere, 2000 ft, 381».

[«H. O. Forbes 381, E. New Guinea, Central Dist., Sogere, 600 m, fr. 7 Jan. 1886», см.: Sleumer, 1988 : 123].

54. *A. tuberculata* Wall. ex A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 119; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 130; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 112 (cum auct. Wall.); Wall. Numer. list: 68, N 2274 (1830), nom. nud.

Isotypus: «Wall. Numer. list N 2274, Singapore, 1822 (sub nom. *A. tuberculata* Wall.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 130. N 53. card N 1447!).

55. *A. venusta* S. Moore, 1914, Journ. Bot. (London), 52 : 292 («*Ardisia* (*Tinopsis*)»); id. 1923, Journ. Bot. (London), 61, Suppl.: 29.

Isolectotypus: «New Guinea, Sogeri region, 1885—86, N 665, H. O. Forbes (sine nom.)». (Lectotypus BM (Sleumer, 1988 : 129)).

Протолог: «British New Guinea, Mt. Sogere, 2000 ft., Korkoro Range, 2500—3000 ft, and near Meroka; H. O. Forbes, 54, 118, 364, 490, 665, 791».

[«New Guinea, Central Dist., Korkoro Ra., Mt. Sogere, 915 m, fl. anno 1886», см.: Sleumer, 1988 : 129].

56. *A. wallichii* A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 123, non Thwaites, 1860; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 137; C. B. Clarke, 1882, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 3, 9 : 528. — *A. sanguinolenta* Wall. ex Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 129, non Blume, 1826, nom. illeg.; Wall. Numer. list: 68, N 2287 (1830), nom. nud.

Isotypus: Myanmar, «Wall. Numer. list N 2287, ripa et mont. Irawaddi, ripa Attran (sub nom. *A. sanguinolenta* Wall.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 137. N 90. card N 1449!).

57. *A. wightiana* Wall. ex Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 133; Wall. Numer. list: 69, N 2330 (1830), nom. nud. — *A. humilis* Vahl var. δ. (innomin.): A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 118; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 129. — *A. humilis* Vahl var. *wightiana* A. DC. ex Mez, 1902, l. c.: 133 (pro syn. *A. wightiana*).

Isotypus: Sri Lanka, «Wight in Wall. Numer. list N 2330 (*A. solanacea* Hb. Wight) (sub nom. *A. wightiana* Wall.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». — [=*A. humilis* Vahl, fide Clarke (1882 : 529)].

58. *A. willisii* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 140. — *A. moonii*

C. B. Clarke var. *subsessilis* C. B. Clarke, 1882, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 3, 9 : 523. — *A. humilis* auct. non Vahl: Thwaites, 1860, Enum. pl. Zeyl.: 173.

Isosyntypus: «Ceylon, C. P. N 2829, Thwaites (sub nom. *A. humilis* Vahl; *A. willisii* Mez, fide Mez, 1901 in sched.)». Также isosyntypus *A. moonii* C. B. Clarke var. *subsessilis* C. B. Clarke (см. выше).

59. *A. zenkeri* Gilg, 1901, in Engl., Bot. Jahrb. 30, 1 : 100; Taton, 1979, Bull. Jard. Bot. Bruxelles, 49, 1-2 : 116. — *Afrardisia zenkeri* (Gilg) Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 186; De Wit, 1958, Blumea, Suppl. 4 : 262.

Isolectotypus: Tropical West Africa, «Kamerun, sine loco, N 299, Staudt (sub nom. *Ardisia zenkeri* Gilg n. sp.)». (Lectotypus G (De Wit, 1958 : 262); isolectotypi K, P (Taton, 1979 : 116)).

Isosyntypus: Tropical West Africa, «Kamerun, Bipinde, Urwaldgebiet, 1896, N 1033, G. Zenker (sub nom. *Ardisia zenkeri* Gilg n. sp.)». (Syntypus B (утрачен?); isosyntypi BM, K (Taton, 1979 : 116)).

Isosyntypus: Tropical West Africa, «Kamerun, Bipinde, Urwaldgebiet, 1896, N 1160, G. Zenker (sub nom. *Ardisia staudtii* Gilg n. sp.)». (Syntypus B (утрачен?); isosyntypi BM, E, K (Taton, 1979 : 116)).

60. *A. zeylanica* C. B. Clarke, 1882, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 3, 9 : 520; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 117 («*ceylanica*»). — *A. divergens* Roxb. var. β. (innomin.): Thwaites, 1860, Enum. pl. Zeyl.: 174. — *A. divergens* Roxb. var. β. *crispa* Thwaites ex C. B. Clarke, 1882, l. c.: 520 (pro syn. *A. zeylanica*); Mez, 1902, l. c.: 117 (pro syn. *A. ceylanica*).

Isosyntypus: «Ceylon, C. P. N 376, p. p., Thwaites (sub nom. *A. divergens* Roxb.; *A. ceylanica* C. B. Clarke, fide Mez, 1901 in sched.)».

61. *A. zollingeri* A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 670; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV. 236): 111.

Isotypus: «Java, sine loco, N 312, Zollinger (sub nom. *A. zollingeri*)». (Holotypus G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 670. card N 1444!). — [=*A. sanguinolenta* Blume, fide W. Stearn (1969 : 146)].

Протолог: «in Java (Zoll.! pl. jav. exs. n. 312)».

[«in sylvis pr. Tjikoya», см.: Zollinger, 1855 : 146].

Данное исследование осуществлено при финансовой поддержке Международного научного фонда и правительства Российской Федерации (грант NV6300).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Имханицкая Н. Н. Мирсиновые (*Myrsinaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург). Типовые образцы восточноазиатских таксонов // Нов. сист. высш. раст. 1996. Т. 30. С. 124—138.

Authors of plant names. A list of authors of scientific names of plants, with recommended standard forms of their names, including abbreviations / Ed. by R. K. Brummitt, C. E. Powell. Comp. by C. E. Powell, P. M. Kirk et al. Kew, 1992. 732 p.

Candolle Alph. de. A review of the natural order *Myrsineae* // Trans. Linn. Soc. (London). 1834. Vol. 17. P. 95—138.

Candolle Alph. de. Myrsineaceae // De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1844. Ps 8. P. 75—140, 668—670.

Clarke C. B. Myrsineae // J. D. Hooker. The flora of British India. London, 1882. Vol. 3. Pt 9. P. 507—534.

Halliday P. Myrsinaceae // Flora of Tropical East Africa / Ed. by R. M. Polhill. Rotterdam, 1984. 23 p.

Hiepko P. The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history // Englera. 1987. N 7. P. 219—252.

Holmgren P. K., Johnson D., Kallunki J. A. et al. Index to specimens filed in the New York Botanical Garden vascular plant type herbarium. Westport, 1985. 587 p.

Holmgren P. K., Keuken W., Schofield E. K. Index Herbariorum. Pt 1. The Herbaria of the world. 7 ed. Utrecht, 1981. 452 p. (Regn. Veg. Vol. 106).

Majumdar N. C., Banerjee R. N. A note on the citation of a Wallichian specimen // Bull. Jard. Bot. Bruxelles. 1976. Vol. 46. N 3-4. P. 415—417.

Merrill E. D. Genera and species erroneously credited to the Philippine flora // Philipp. Journ. Sci. (Bot.). 1915. Vol. 10. N 3. P. 171—194.

Mez C. Myrsinaceae // A. Engler. Das Pflanzenreich. H. 9 (IV. 236). Leipzig, 1902. 437 S.

Moore S. Myrsinaceae / Dr. H. O. Forbes's Malayan plants // Journ. Bot. (London). 1925. Vol. 64. Suppl. P. 58—60.

Roxburgh W. Flora Indica: or Descriptions of Indian plants, to which are added Descriptions of plants more recently discovered by Nathaniel Wallich. Vol. 2. / Ed. by W. Carey. Serampore, 1824. 588 p.

Scheffer R. H. C. Commentatio de *Myrsinaceis* archipelagi indici (Dissertatio botanica inauguralis de *Myrsinaceis* archipelagi indici). Weesp, 1867. 113 p.

Sleumer H. A revision of the genus *Ardisia* Sw. (*Myrsinaceae*) in New Guinea // Blumea. 1988. Vol. 33. N 1. P. 115—140.

Smith A. C. Studies of Pacific Island plants. XXV. The *Myrsinaceae* of the Fijian region // J. Arn. Arbor. 1973. Vol. 54. N 1. P. 1—41.

Stearn W. T. A synopsis of Jamaican *Myrsinaceae* // Bull. Brit. Mus. (Bot.). 1969. Vol. 4. N 4. P. 143—178.

Stone B. C. New and noteworthy Malesian *Myrsinaceae* VI. *Scherantha,* a new subgenus of *Ardisia* // Pacific Sci. 1993. Vol. 47. N 3. P. 276—294.

Taton A. Contribution à l'étude du genre *Ardisia* Sw. (*Myrsinaceae*) en Afrique tropicale // Bull. Jard. Bot. Bruxelles. 1979. Vol. 49. N 1-2. P. 81—120.

Walker E. H. A revision of the Eastern Asiatic *Myrsinaceae* // Philipp. Journ. Sci. (Bot.). 1940. Vol. 73. N 1-2. P. 1—258.

Walker E. H. New and critical Chinese and Indo-Chinese *Myrsinaceae* // J. Arn. Arbor. 1942. Vol. 23. N 3. P. 344—355.

Wallich N. A numerical list of dried specimens of plants in the East India Company's Museum, collected under the superintendence of Dr. Wallich of the Company's Botanic Garden at Calcutta. London, 1828—1849. 306 p. (Lithographed from a manuscript by N. Wallich and G. Bentham).

Wit H. C. D. de. Revision of *Afrardisia* Mez (*Myrsinaceae*) // Blumea. 1958. Suppl. 4. P. 242—262.

Zollinger H. Systematisches Verzeichniss der im indischen Archipel in den Jahren 1842—1848 gesammelten sowie der aus Japan empfangenen Pflanzen. H. 3. Zürich, 1855. 66 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 XII 1995

SUMMARY

An annotated list of type specimens (76 herbarium sheets) belonging to 53 Palaeotropical species and 8 varieties of the genus *Ardisia* (incl. *Afrardisia*) (*Myrsinaceae*) kept in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (St. Petersburg) is presented. In addition to the primary scientific name of a taxon (basionym) with nomenclatural citation and text of herbarium label in LE, category of type, number of sheets, information on location of type collection in other herbaria and accepted name of the species are given. Type material includes 1 isoneotype, 17 isolectotypes (11 of which are designated here), 43 isotypes, 13 isosyntypes and 2 isoparatypes.

УДК 581.5 : 582.998(234.421.1)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

© Г. Г. Жиляев

ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *TUSSILAGO FARFARA* (*ASTERACEAE*) В КАРПАТАХ

G. G. ZHILYAEV. ONTOGENY AND RENEWAL OF POPULATIONS OF *TUSSILAGO FARFARA* (*ASTERACEAE*) IN THE CARPATHIANS

Описан онтогенез и обоснованы возрастные состояния *Tussilago farfara* в Карпатах. Определены некоторые черты стратегии его самоподдержания и расселения. Из-за отсутствия способности к стабильному поддержанию оборота поколений локальные группировки *T. farfara* не несут всего набора признаков естественноисторических популяций и квалифицируются как когорты. Выделены три временны́х периода, в которых раскрывается полная популяционная стратегия этого вида.

Мать-и-мачеха *Tussilago farfara* L. — травянистый вегетативно подвижный многолетник, инвазия которого часто бывает вызвана нарушениями коренной растительности в зонах хозяйственной деятельности. Этот вид населяет всю умеренную зону Евразии. Благодаря высокой толерантности к многим факторам среды и биологической пластичности он способен закрепляться на самых различных субстратах вплоть до песчаных и галечных отвалов. Но с течением времени *T. farfara* утрачивает доминирующие позиции в пользу иных, менее активных на начальных этапах сукцессий видов (в Карпатах это белокопытник белый *Petasites albus* (L.) Gaertn., реже — белокопытник гибридный *P. hybridus* (L.) Gaertn. и белокопытник судетский *P. kablikianus* Tausch ex Bercht.). Это проявляется через многочисленные структурно-функциональные трансформации популяций *T. farfara*, служащие достаточно надежным диагностическим признаком общего состояния соответствующих растительных сообществ и экосистем. В связи с этим исследования частных стратегий (например, онтоморфогенеза и расселения) популяций *T. farfara* представляют практический интерес.

Объекты и методика

По характеру размещения элементарных источников фитогенных полей (Уранов, 1965) это длиннокорневищное растение — классический представитель явно полицентрической биоморфы (Смирнова, 1976; Смирнова и др., 1976). В Карпатах *T. farfara* предпочитает южные, хорошо освещенные склоны либо выровненные, прогреваемые участки, зачастую лишенные иной растительности. Корневище длинное, ползучее, сочное, беловатого цвета, с многочисленными придаточными корнями. Генеративные побеги неветвящиеся, прямостоячие, 15—35 см выс. Ассимилирующие листья длинночерешковые, угловатые, кожистые, с нижней стороны сильно опушенные, формируются после окончания цветения. Края листьев буровато-красного цвета. Жилкование сетчатое. Сложное соцветие (корзинка) 1—2 см в диам. Срединные цветки двуполые, трубчатые, с пятизубчатым сросшимся венчиком, с 5 сросшимися друг с другом тычинками и 1 рудиментарным пестиком (Поляков, 1967). Краевые цветки пестичные, многорядные, с язычковым венчиком и нижней завязью. Плоды 4—4.5 мм дл. и 0.5 мм шир., снабжены белым хохолком из многочисленных простых волосков 1.5—2 см дл. До ухода под снег надземная часть *T. farfara* полностью отмирает. Почки возо́бновления расположены на погруженном в почву корневище, и лишь некоторые из них находятся на уровне почвы. Они способны трогаться в рост при повреждениях растения (Стржемская, 1960). Подземные органы *T. farfara* создают сложную многоярусную систему, особенности которой зависят от рельефа и механического состава грунта. Прирост корневища за один вегетационный период может составлять более 1.5 м (Архарова, 1966). Глубина проникновения корневищ коррелирует с глубиной грунтовых вод и может составлять более 2 м; в горизонтальном направлении корневища могут распространяться на 2.5—4 м.

В отличие от морфогенеза, который у *T. farfara* достаточно детально изучен (Любименко, Вульф, 1926; Стржемская, 1960; Архарова, 1966; Губанов, 1974, и др.), расселение, возрастная периодизация и онтогенез этого вида не описаны.

Нами использованы традиционные методики, принятые при анализе жизненных циклов травянистых многолетников (Работнов, 1950а, б, 1960; Смирнова и др., 1976). За единицу учета принимается минимальный источник фитогенного поля (Уранов, 1973), определяемый по зоне проекции надземной или подземной части на почву (Жукова и др., 1976). Хотим подчеркнуть, что при таком подходе учетная единица не обязательно совпадает с представлениями об особи как едином морфологически и физиологически целостном образовании (Смирнова, 1976). У явно полицентрической биоморфы такое совпадение возможно лишь в доклональном и послеклональном периодах онтогенеза. В клональном периоде такого совпадения нет, а в большинстве случаев за такую единицу принимается парциальный куст (Смирнова, 1976). По качественным биологическим показателям — появлению или утрате способности к семенному и вегетативному размножению, наличию побегов и корневых систем ювенильной или взрослой структуры, признаков целостности или дезинтеграции и др. — составляли возрастной ряд, соответствующий этапам онтогенеза. По количественным показателям — числу, размеру и биомассе отдельных органов и всей особи — устанавливали жизненное состояние (Воронцова и др., 1976). В жизненном цикле выделяли латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный периоды (Работнов, 1950а), учитывая представления об аклональном, клональном и постклональном этапах (Берко, 1976), простом и сложном онтогенезе (Левин, 1963) и сингенезе кондивида (Нухимовский, 1973).

Результаты исследований

У растений семенного происхождения есть система главного корня либо главного и придаточных корней и корневищ, у растений вегетативного — система придаточных корней и корневищ. Главный корень стержневой, проникающий на глубину до 2—3 м. Разветвленная система придаточных корней и корневищ расположена в верхнем почвенном горизонте на глубине 10—20 см. Второй и третий ярусы образованы плагиотопными придаточными корнями на глубине 40—50 и 100—140 см соответственно. По мере старения на подземных органах возникают потемнения и углубления (каверны), предшествующие быстрому (за 1—2 мес) отмиранию. При этом элементы клона теряют механическую и физиологическую связь друг с другом, распадаясь на соответствующее число независимых партикул.

Латентный период

T. farfara продуцирует значительное количество семян (Буч, 1961). Семена легкие, приспособленные к анемохории, и легко переносятся ветром на расстояние до 4 км (Myerscough, Whitehead, 1966). По нашим сведениям, более 97 % из них распределяются в радиусе всего 2—15 м от точки обсеменения. Семена, попавшие на открытый, хорошо увлажненный и освещенный участок, прорастают уже через 1—2 сут, а семена, занесенные в иные условия, прорастают медленнее или не прорастают вовсе. В популяциях *T. farfara* нет почвенного банка семян. За 10—30 сут семена утрачивают всхожесть и погибают. В зрелых популяциях, где взрослые особи создают неблагоприятный для подроста световой режим, всходы *T. farfara* отсутствуют.

Аклональный (прегенеративный) период

Этот период включает в себя последовательные возрастные состояния — от всходов до имматурных особей. Скоротечность (1.5—2 мес) этого периода не свойственна большему числу других видов травянистых растений Карпат (Жиляев, 1986, 1991а, б, 1992).

Всходы — 1-побеговые растения до 1.5 см выс., с 2 толстыми светло-зелеными, удлиненными до 4—6 мм семядолями. Корневая система развита слабо. Гипокотиль укорочен, слабо выражен. Уже через 1 сут после прорастания первичный корешок достигает 2 см и покрывается корневыми волосками. На 7—10-й день корневая система плохо развита, но главный корень уже имеет 1—2 корня II порядка.

У ювенильных растений формируется 1-й ассимилирующий лист, но еще некоторое время сохраняются семядоли. Ассимилирующий лист ювенильного типа. Он пятиугольный, с вытянутой верхушкой, снизу опушенный, 2—4 мм шир. и 7—12 мм дл. Стебель красноватый, 2—2.5 см выс. Корневая система ювенильных особей представлена главным (4—8 см дл.) и 3—4 придаточными корнями. За счет последних к моменту перехода в следующее возрастное состояние (на 15—20-е сут) растение втягивается в почву на 1—1.5 см. К этому же моменту окончательно отмирают семядоли.

У имматурных особей появляются 2—3 семиугольных, мелкозубчатых, опушенных снизу ассимилирующих листа, напоминающих листья взрослых растений, но значительно меньших (2—2.5 см дл.) по размерам. Корневая система состоит из 8—10 придаточных корней и главного корня, проникающего на глубину до 15—20 см. К моменту полного развития имматурная особь достигает 4—10 см выс., имеет розетку из 3—6 листьев взрослого типа и хорошо выраженную подземную многолетнюю побеговую часть. Корневая система состоит из главного корня, от которого отходят 5—7 плагиотропных корневищ. Лишь 3—5 % особей достигают виргинильного состояния в том же году, остальные зимуют и ранней весной следующего года продолжают свое развитие.

Клональный период

В этот период входит ряд возрастных состояний — от виргинильного до старого генеративного.

Виргинильные особи могут быть семенного и вегетативного происхождения. У первых (это характерно и для последующих возрастных состояний) сохраняются геотропный главный корень (проникающий на глубину до 80 см) и двухъярусная система из 5—15 плагиотропных придаточных корней (на глубинах 10—15 и 40—45 см соответственно), которые распределяются в зоне радиусом 30—40 см. Формируются и корневища (2—3 мм в диам.), покрытые чешуйчатыми листьями, в пазухах которых закладываются почки возобновления. Надземная часть имеет розетку из 3—4 листьев с длинными (7—8 см) черешками с выемкой, обращенной к верхней стороне листа.

Переход в генеративное состояние наступает в новом вегетационном сезоне. Из-за скоротечности периода, постоянного распада и обновления надземных и подземных структур партикулы (минимальные источники фитогенного поля) *T. farfara* не имеют многолетней точки пространственной фиксации. Обновление ассимилирующих органов, происходящее в течение всего сезона вегетации, способствует поддержанию энергетического запаса и высокой вегетативной подвижности этого вида. В пазухах чешуевидных листьев корневищ закладываются почки вегетативных надземных или подземных побегов. В следующем году такой цикл повторяется.

Молодые генеративные особи характеризуются хорошо развитой корневой системой. Главный корень без признаков разрушения, у основания подземной части красноватый, 5—8 см в диам. Подземные побеги беловато-прозрачные, тонкие (до 5 мм в диам.), гладкие. На них периодически (через 5—7 см) формируются тонкие всасывающие корни 4—7 см дл. Как и виргинильные, молодые генеративные особи могут быть семенного и вегетативного происхождения. В надземной части у молодой генеративной особи формируются 4—5 черешковых листьев 14—15 см дл. и 12—13 см шир. Длина черешка зависит от положения листа в розетке и варьирует от 6 до 18 см, позволяя растению более эффективно использовать объем занимаемого пространства и освещение. Генеративный побег достигает 15—20 см выс. Молодые генеративные растения цветут ежегодно, их надземная часть возобновляется в новой точке пространства.

У зрелых генеративных особей семенного происхождения сохраняются система главного корня, который может проникать на глубину до 3 м, и сложная, разветвленная трехъярусная система придаточных корней на глубине 10—20, 40—50 и 100—140 см соответственно. Корневища 4—8 мм в диам., размещены в верхнем ярусе на глубине 10—20 см. Они светло-розового цвета, с ясно заметными годичными приростами и спящими почками. Система подземных органов зрелой генеративной особи *T. farfara* осваивает зону радиусом 50—80 см. Особи вегетативного происхождения имеют лишь хорошо развитую систему корневищ и придаточных корней. Они еще не несут явных признаков распада, хотя на некоторых участках появляются небольшие потемнения и каверны, предшествующие сенильной дезинтеграции. Новообразования проходят активно. В надземной части формируются 4—7 листьев и 1 либо (реже) несколько генеративных побегов 23—35 см выс. Листья крупнее, чем у молодых генеративных особей, до 20 см дл. и 15 см шир.

У старых генеративных особей главный корень разрушается на 20—30 %, а придаточные корни и корневища частично теряют физическое и морфологическое единство, распадаясь на отдельные фрагменты размером 30—50 см. Перед этим они чернеют, на них возникает множество глубоких (2—4 см) каверн. Продолжая свое развитие обособленно, многие из этих фрагментов дают начало очередному циклу возобновления. На корневищах сохраняются остатки отмерших генеративных побегов прошлых лет. В этом возрастном состоянии надземные побеги имеют 4—5 листьев (12—15 см дл. и 10—12 см шир.) с укороченными до 5—9 см черешками. Цветоносные побеги старых особей ниже, чем у зрелых (12—20 см выс.). Вслед за цветением начинаются прогрессирующая дезинтеграция старых генеративных особей и их переход в постклональный период онтогенеза.

Постклональный (постгенеративный) период

Период характеризуется полным прекращением процессов вегетативного и семенного возобновления, включает в себя субсенильные и сенильные возрастные этапы.

У субсенильных особей практически прекращаются новообразования в подземной части. Система главного корня разрушается на 85—90 %. Придаточные корни и корневища теряют свою многоярусную структуру и сохраняются (на 40—50 %) лишь в верхнем (5—10 см) почвенном горизонте. В тех случаях, когда переход из генеративного состояния в субсенильное произошел за время одной сезонной вегетации, растение в надземной части сохраняет 2—3 типичных листа. Когда же субсенильная особь развивается с началом следующей вегетации, формируется розеточный побег с 2—3 мелкими, красно-бурыми, короткочерешковыми (3—5 см) листьями имматурного типа. Пространство, занятое субсенильной особью в почве, не превышает зоны радиусом 10—12 см. Продолжительность этого возрастного состояния 2—3 мес.

Сенильные особи *T. farfara* трудно различить из-за скоротечности (2—3 недели) этого возрастного состояния и невыраженности у них надземной и подземной частей. Особи, перешедшие из субсенильной группы в сенильную в течение одного вегетационного сезона, полностью утрачивают ассимилирующие органы, сохраняются лишь небольшие фрагменты живых корневищ с единичными почками возобновления. Главный корень сохраняется до глубины 2—3 см, а глубже он полностью разрушается. Придаточных корней мало, а глубина их проникновения в почве находится в пределах 2—5 см. Новообразований в подземной и надземной частях не происходит. Лишь, как исключение, в сезоне новой вегетации у сенильных особей может появиться 1 небольшой (2—4 см в диам.), бурый, округлый, отмирающий через 10—15 сут лист.

Отмирание и дезинтеграция в онтогенезе *T. farfara* означают возможную гибель или дезинтеграцию составных частей клона — партикул (минимальных источников

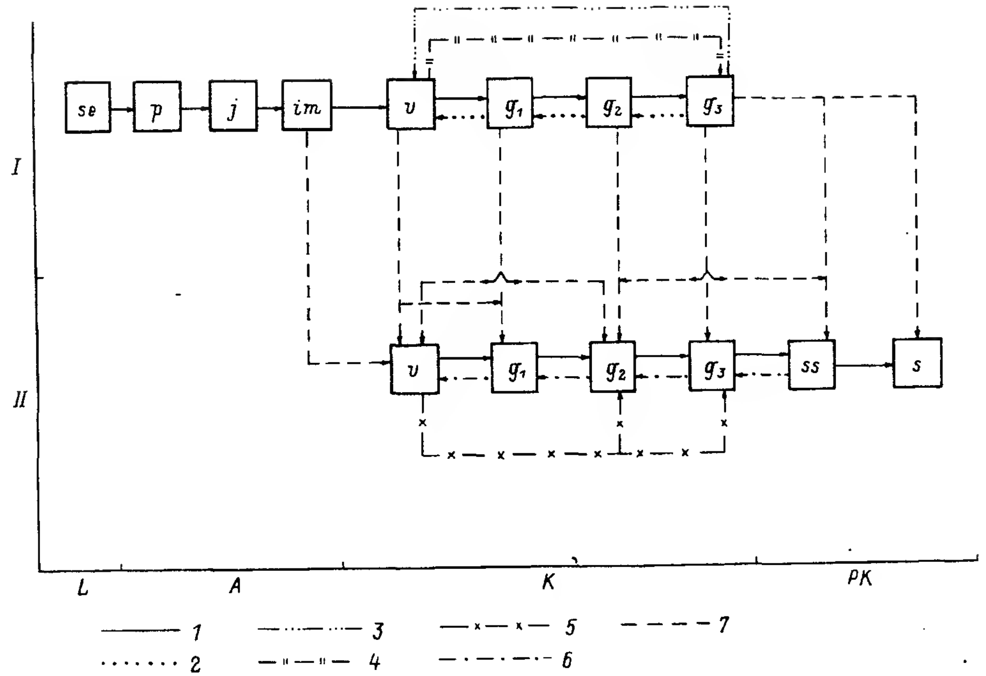


Схема онтогенеза *Tussilago farfara* в популяциях Карпат.

1 — последовательное старение материнских особей или их вегетативно возникшего потомства; *2* — систематическое размножение не глубоко омоложенным потомством; *3* — систематическое размножение глубоко омоложенным потомством; *4* — эпизодический вариант ускоренного старения материнских особей или их вегетативно возникшего потомства; *5* — систематическое ускоренное старение материнских особей или их вегетативно возникшего потомства; *6* — эпизодическое размножение не глубоко омоложенным потомством; *7* — ухудшение жизненности материнских особей или их вегетативно возникшего потомства. Возрастные группы: *se* — семена, *p* — проростки, *j* — ювенильные, *im* — имматурные, *v* — виргинильные, g_1 — молодые генеративные, g_2 — зрелые генеративные, g_3 — старые генеративные, *ss* — субсенильные, *s* — сенильные. По оси абсцисс — периоды онтогенеза: *L* — латентный, *A* — аклональный, *K* — клональный, *PK* — постклональный; по оси ординат — уровни жизненности: *I* — высокий, *II* — низкий. Для упрощения схемы на ней не указан процесс систематического размножения неомоложенным потомством, поскольку этот процесс типичен для всех возрастных групп в клональном периоде онтогенеза и лишь на низком уровне жизненности в группах g_2 и g_3 он приобретает эпизодический характер.

фитогенного поля; по: Уранов, 1965), и лишь в отдельных случаях происходит полное отмирание кондивидуума (по: Нухимовский, 1973). Возникающие в результате вегетативного размножения особи, не утратившие физической связи с материнскими, продолжают существовать в составе клона. В случае полной или частичной дезинтеграции кондивидуума обособившиеся партикулы, вступившие в клональный период онтогенеза, не утрачивают способности к вегетативному размножению. Они продолжают жизненный цикл и становятся источником формирования новых, генетически идентичных друг другу клонов.

В постклональном периоде возможно лишь эпизодическое вегетативное размножение не глубоко омоложенным потомством субсенильных особей (см. рисунок). В то же время фрагмент живого корневища зрелой генеративной особи (менее 1 см дл.), сохранивший хотя бы единственную почку возобновления, способен за 2—3 года увеличиться в размере в 300—400 раз и дать начало новому клону, включающему в себя в отдельных случаях более 200 разновозрастных партикул. На галечниках долины р. Прут на участок площадью 0.25 м^2 приходится 0.8 кг живых корневищ *T. farfara*, имеющих общую протяженность 97 м. На 3 см корневища приходится в среднем 1 почка возобновления, способная к самостоятельному развитию.

Надо отметить, что возникшие вегетативным путем дочерние особи нередко характеризуются пониженной жизненностью. Кроме того, со временем снижается жизненность и материнских особей. Обратного же процесса — улучшения жизненного состояния — при вегетативном размножении не отмечено, хотя полностью отрицать такую способность у *T. farfara* нельзя. В ситуациях, когда семенное размножение полностью или в большой мере блокируется, ухудшение жизненного состояния особей служит главной причиной снижения жизненности популяции в целом. Ход и вариантность жизненного цикла у этого вида на разных уровнях жизненности не идентичны. Особи низкой жизненности в значительной степени теряют способность к вегетативному размножению глубоко омоложенным потомством, а размножение неомоложенным потомством у молодых и зрелых генеративных особей становится эпизодическим (см. рисунок). В таких случаях характерно возникновение более старого, чем материнские особи, вегетативного потомства, проходящего онтогенез по укороченной программе и пропускающего один или несколько возрастных этапов.

Таким образом, для стабильного поддержания высокого уровня жизненности популяций *T. farfara* требуется не только вегетативное, но и семенное размножение, в то время как остальные демографические параметры (численность, возрастной состав) в течение длительного периода времени могут существенно не изменяться и после прекращения семенного размножения. Полное отсутствие семенного возобновления неминуемо ведет к ухудшению жизненности и ослаблению позиций популяций *T. farfara* в растительных сообществах. Так, в результате активного семенного размножения на начальных этапах сукцессии популяции этого вида состоят из особей высокой жизненности на 70—93 %, а на завершающих этапах и в климаксовых сообществах — всего на 3—12 %.

Заключение

T. farfara — вид, двойственность стратегии поддержания которого не позволяет отнести его к уже описанным типам (Левин, 1963; Жиляев, 1986, 1987, 1991а, б, 1992). Стратегия семенного поддержания играет решающую роль в момент первичного поселения вида. Надежность механизма семенного размножения предопределяет успех расселения *T. farfara* в такие периоды. Динамичность вегетативного размножения и расселения обеспечивает его популяциям стабильное закрепление, вторичное заселение, максимальное заполнение и использование соответствующих участков. Вместе с тем отсутствие многолетних точек пространственного закрепления в надземной сфере, требовательность к световому режиму ограничивают конкурентные возможности этого вида, предопределяя деградацию его популяций в процессе развития сообществ и сдерживая его расселение в фитоценозы с уже сформированным видовым составом.

Из-за отсутствия семенного банка и низкой конкурентной способности *T. farfara* не свойственно устойчивое поддержание оборота поколений. При первичной инвазии популяции *T. farfara* представляют собой группу особей, возникших на данной территории из семян урожая одного года. Повторные семенные инвазии с каждым годом все более ограничиваются из-за конкуренции со стороны взрослых особей. Отсутствие пространственной фиксации в надземной сфере, скоротечность онтогенеза *T. farfara* благоприятны лишь в моменты первичных инвазий, когда конкуренция со стороны других видов несущественна. Развитие сообществ сопровождается ростом конкуренции с другими видами, а скоротечность онтогенеза и пространственная нефиксированность особей приводят к тому, что *T. farfara* уступает заселенное им пространство более конкурентоспособным видам. Представляется, что в общей стратегии *T. farfara* можно выделить три периода: реализации индивидуальной стратегии; реализации кондивидуальной (клональной) стратегии; реализации эволюционной стратегии. Последний должен объединять всю совокупность территориальных группировок *T. farfara*, находящихся на разных этапах развития (индивидуальном или кондивидуальном), имеющих общий аллелофонд и одинаковую эволюционную перспективу. Единицей учета в этом случае является вся сумма локальных групп (когорт), находящихся на индивидуальном или надиндивидуальном этапе развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архарова Г. А. Биологическое обоснование химической борьбы с *Tussilago farfara* L. (мать-и-мачеха обыкновенная): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1966. 26 с.

Берко И. Н. К вопросу изучения и периодизации большого жизненного цикла вегетативно подвижных растений // Укр. бот. журн. 1976. Т. 33. № 6. С. 604—609.

Буч Т. Г. Сравнительные исследования биологических особенностей семян мать-и-мачехи, тополя и ивы // Бюл. ГБС АН СССР. 1961. Вып. 41. С. 385—397.

Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Ермакова И. М. Жизнеспособность особей в ценопопуляциях растений // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 44—61.

Губанов И. А. Мать-и-мачеха обыкновенная // Биологическая флора Московской области. М., 1974. Вып. 1. С. 169—182.

Жиляев Г. Г. Поливариантность онтогенеза травянистых многолетников в фитоценозах Карпат // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43. № 5. С. 32—37.

Жиляев Г. Г. Некоторые механизмы регуляции состава популяций травянистых растений в фитоценозах // Динамика популяций растений. Киев, 1987. С. 42—52.

Жиляев Г. Г. Сезонное развитие и морфогенез *Petasites kablikianus* (*Asteraceae*) в растительных сообществах Карпат // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 9. С. 1298—1303.

Жиляев Г. Г. Онтоморфогенез и сезонное развитие *Petasites hybridus* (*Asteraceae*) в Карпатах // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 10. С. 1416—1423.

Жиляев Г. Г. Сезонное развитие *Petasites albus* (L.) Gaertn. в Карпатах // Укр. бот. журн. 1992. Т. 49. № 3. С. 42—46.

Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Введение // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 5—15.

Левин Г. Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 7. С. 1039—1059.

Любименко В. Н., Вульф Е. В. Ранние весенние растения. М.—Л., 1926. 273 с.

Нухимовский Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 5. С. 107—120.

Поляков П. П. Систематика и происхождение сложноцветных // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. 1967. Вып. 6. С. 412—439.

Работнов Т. А. Жизненные циклы многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. 1950а. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950б. Вып. 1. С. 465—483.

Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни травянистых растений // Полевая геоботаника. М.—Л., 1960. Т. 2. С. 249—278.

Смирнова О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 72—80.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Там же. 1976. С. 14—43.

Стржемская А. И. Мать-и-мачеха // Биология сорных растений. М., 1960. С. 49—67.

Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.—Л., 1965. Ч. 1. С. 251—254.

Уранов А. А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // Тез. докл. V Делегатск. съезда ВБО. Киев, 12—14 апреля 1973 г. Киев, 1973. С. 217—219.

Институт экологии Карпат
НАН Украины
Львов

Получено 10 I 1994

SUMMARY

A large-scale research established seasonal growth and morphogenesis of *Tussilago farfara* L. in the Carpathians. The criteria to distinguish age states of the species and discribe ontogeny were found. The possibilities for its settling were determined. We conclude the local groups of *T. farfara* do not possess all the population characteristics can not be estimated as environmental historical plant populations.

УДК 581.14 : 581.524.3

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

© **Т. А. Комарова**

ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ В ЛЕСАХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

T. A. KOMAROVA. DYNAMICS OF PRODUCTIVITY OF HERBS IN THE COURSE OF THE POST-FIRE SUCCESSIONS IN THE FORESTS OF THE SOUTH SIKHOTE-ALIN

Рассматриваются некоторые закономерности развития и продуктивности травянистых растений в ходе послепожарных сукцессий. Анализируются механизмы, регулирующие накопление и изменение органической массы в надземной и подземной сферах в связи с сезонным и возрастным развитием, а также с этапами сукцессий и условиями местообитания.

Важную роль в трансформации энергии и вещества в лесных биогеоценозах играют травянистые растения. Обильное их разрастание после пожаров оказывает существенное влияние на развитие молодого поколения древесных пород и на общий ход лесообразовательного процесса.

По характеру развития и участию в сложении растительных сообществ на различных этапах послепожарных сукцессий среди травянистых растений можно выделить 3 основные группы: 1) обильно разрастающиеся только на первых этапах сукцессий и отсутствующие в травяном покрове на более поздних стадиях; 2) наиболее активно развивающиеся на первых этапах и сохраняющиеся в меньшем обилии на поздних этапах сукцессий; 3) постепенно увеличивающие свое обилие от первых этапов к более поздним или сохраняющие более или менее одинаковое обилие на разных этапах сукцессий. В определенной степени представители этих групп соответствуют инициальным, серийным и климаксовым видам, выделенным F. Clements (1928) для сукцессионных рядов. Для инициальных видов характерны простые и короткие жизненные циклы, осуществляющиеся только на первых этапах сукцессий. Для серийных видов характерны более длительные жизненные циклы и присутствие на разных этапах сукцессий. Вместе с тем активнее всего они развиваются в производных сообществах, чем отличаются от климаксовых видов, способных доминировать на поздних этапах сукцессий и в коренных сообществах.

В качестве интегральной характеристики развития и фитоценотической роли растений разных видов может служить их продуктивность, которая представляет собой результат комплексного действия всех факторов среды, определяющих жизнедеятельность растений.

Цель настоящего сообщения — рассмотрение особенностей развития и продуктивности травянистых растений на отдельных этапах послепожарных сукцессий и анализ основных факторов и механизмов, определяющих накопление и динамику запасов органического вещества в надземной и подземной сферах.

Объекты и методика исследований

Особенности развития и продуктивности травянистых растений изучали путем стационарных, полустационарных и детально-маршрутных исследований в течение 20 лет (1975—1994 гг.) на разных этапах послепожарного восстановления широколиственно-кедровых, темнохвойно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесов Южного Сихотэ-Алиня. Сбор материалов проводили на территории Верхнеуссурийского стационара, расположенного в бассейне р. Правая Соколовка, а также в верхних частях бассейнов рек Соколовка и Извилинка (правых притоков р. Уссури) в пределах высотных отметок от 450 до 950 м над ур. м.

Материалы были собраны на 86 постоянных и временных пробных площадях (пр. пл.), заложенных на разных этапах послепожарных сукцессий. Наиболее длительные (в течение 19 лет) стационарные исследования проводили на постоянных пробных площадях, заложенных на двух гарях, возникших почти одновременно после устойчивых низовых пожаров в период летней засухи 1973 г. Одна гарь образовалась на месте мезофитного лианово-кустарникового широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6-1975, секция 2), а вторая — на месте мезогигрофитного осоково-папоротникового кедрово-темнохвойного леса (пр. пл. 11-1975, секции 4, 5).

В течение 11 лет (1983—1993 гг.) стационарные исследования осуществляли на гарях, образовавшихся осенью 1982 г. на месте мезоксерофитного рододендроново-мелкоосокового дубово-кедрового леса (пр. пл. 42-1983), ксеромезофитного лимонниково-разнотравно-мелкоосокового кедровника (пр. пл. 36-1983) и мезогигрофитного широкотравно-осоково-папоротникового хвойно-широколиственного леса с развитым подлеском (пр. пл. 37-1993).

При изучении продуктивности травянистых растений применяли общепринятые в системе Международной биологической программы понятия и терминологию с некоторыми уточнениями и дополнениями, внесенными разными авторами (Титлянова, 1971; Гортинский и др., 1973; Титлянова и др., 1982, и др.). В качестве основного показателя биологической продуктивности была принята величина фитомассы (массы), характеризующая общее количество вещества в растительных организмах, накопленного на единице площади к данному времени, в пределах данного растительного сообщества (Лавренко, 1959; Родин и др., 1968, и др.). Для обозначения вещества, накопленного только в живых организмах, применяли термин «биомасса» (Гортинский и др., 1973). Различные параметры и символы основных частей живой и отмершей растительной массы обозначались согласно работе Н. И. Базилевич и А. А. Титляновой (1978).

Изучение сезонной динамики накопления массы надземными и подземными частями растений проводили в течение вегетационных сезонов 1975 и 1976 гг. на 2- и 3-летней гари мезофитного широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6-1975, секция 2). При этом были выбраны в 1975 г. 30, а в 1976 г. 20 участков с относительно равномерным одновидовым или монодоминантным травостоем. На этих участках отграничивали по 6 площадок (20 × 25 см). В середине каждого месяца (с мая по октябрь включительно) на одной из площадок определяли надземную (G) и подземную (R) биомассу. Динамика сезонного развития и накопления биомассы была изучена у 8 инициальных видов — недотроги обыкновенной *Impatiens noli-tangere*,[1] мелколепестника канадского *Erigeron canadensis*, кипрея даурского *Epilobium davuricum*, чистотела азиатского *Chelidonium asiaticum*, яснотки бородчатой *Lamium barbatum*, иван-чая узколистного *Chamerion angustifolium*, крапивы узколистной *Urtica angustifolia*, полыни красночерешковой *Artemisia rubripes* и одного серийного вида — осоки кривоносой *Carex campylorhina*. Биолого-морфологические особенности указанных видов рассматривались нами ранее (Комарова, 1980, 1992).

С целью изучения динамики надземной и подземной фитомассы всего травяного покрова на 2-летней гари было подобрано дополнительно еще 50 площадок

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

(20 × 25 см), расположенных в основных синузиях или одноярусных образованиях с доминированием одного или немногих видов одной биоморфы.

Для установления возрастной динамики накопления массы надземных и подземных частей травянистых растений в процессе стационарных исследований в экспериментальных зонах пробных площадей ежегодно извлекали по 15—20 особей исследуемых видов и проводили детальный анализ строения и накопления массы в надземных и подземных органах. Кроме того, определяли возрастное состояние извлеченных особей. При выделении возрастных групп использовали классификацию Т. А. Работнова (1950) с учетом последующей детализации ее другими авторами (Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976, и др.).

Для оценки чистой первичной продукции надземных частей травянистых растений при стационарных и полустационарных исследованиях использовали метод моделей. При этом определяли количество надземных побегов травянистых растений каждого вида на 50—100 учетных площадках (1 × 1 м) по определенным ступеням высоты. Шаг ступеней высоты составлял 5, 10 и 20 см в зависимости от принадлежности растений к 3-му, 2-му и 1-му подъярусам. Кроме того, для каждого вида устанавливали средние статистические показатели массы (в абсолютно сухом состоянии) модельных побегов определенных ступеней высоты. Затем общее количество побегов в соответствующих ступенях высоты умножали на средние показатели массы модельных экземпляров (Комарова, 1978).

При детально-маршрутных исследованиях оценку чистой первичной продукции проводили с помощью проективно-весового метода, предложенного Л. Г. Раменским (1915, 1929). При этом устанавливали корреляционную зависимость между массой надземных частей растений отдельных видов и их частным проективным покрытием на 50—100 площадках (1 × 1 м). Зависимость массы надземных частей от проективного покрытия рассчитывали с помощью степенной или аллометрической регрессии (Зайцев, 1984).

Изменение массы надземных и подземных частей травянистых растений в процессе их сезонного развития

Как известно (Stukey, 1941; Troughton, 1957, и др.), сезонный ритм побегообразования в надземной сфере не совпадает с ритмом корнеобразования, и эти процессы обычно протекают асинхронно. Наиболее интенсивный рост надземных частей наблюдается в период минимального корнеобразования, в то время как максимальный рост подземных органов происходит в период замедленного роста надземных частей.

Представление о характере развития и сезонной динамике органического вещества в надземной и подземной сферах можно получить по запасам зеленой биомассы (G) и подземных частей (R), установленным на 3-летней гари широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6-1975, секция 2) в середине каждого из 6 мес вегетационного сезона в одновидовых группировках, образованных 1- и 2-летними монокарпиками (рис. 1), а также многолетними поликарпическими растениями (рис. 2).

В ходе сезонного развития у 1-летнего (*Erigeron canadensis*) и 2-летнего (*Epilobium davuricum*) монокарпиков отмечаются периоды весенне-раннелетнего накопления массы корней и летне-раннеосеннего нарастания надземной массы. Интенсивный рост надземных побегов и активное накопление зеленой биомассы у этих видов, отмечавшиеся в середине июля, сопровождались снижением общей массы корней (рис. 1).

Известно, что сезонная динамика биомассы растений теснейшим образом связана с процессами перераспределения метаболитов. У 1- и 2-летних монокарпиков до периода формирования генеративных органов основная часть метаболитов транспортируется в подземные органы, откуда метаболиты в измененной форме возвращаются с транспирационным потоком в надземные органы (Курсанов, 1976; Лархер, 1978, и др.). В период образования репродуктивных органов пластические вещества расходуются в основном на развитие плодов и семян, поэтому оттока метаболитов в

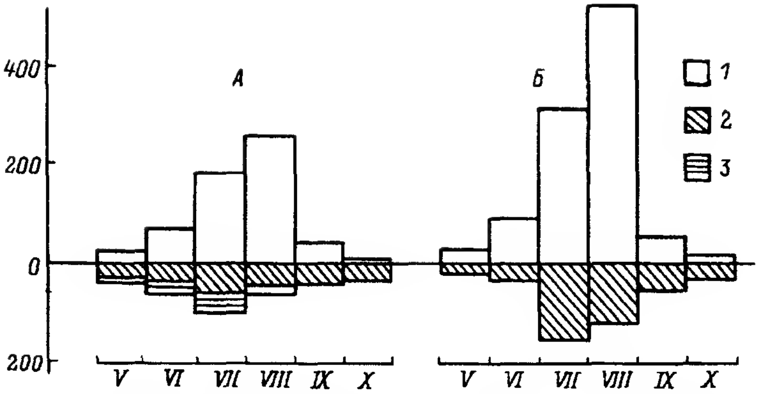


Рис. 1. Динамика надземной и подземной массы в процессе сезонного развития малолетних монокарпических растений.

А — Epilobium davuricum, Б — Erigeron canadensis. 1 — надземная масса; *2, 3* — подземная масса в почвенном слое 0—5 (*2*) и 5—10 см (*3*). По оси абсцисс — календарные месяцы; по оси ординат — фитомасса, г абс. сух. массы/м².

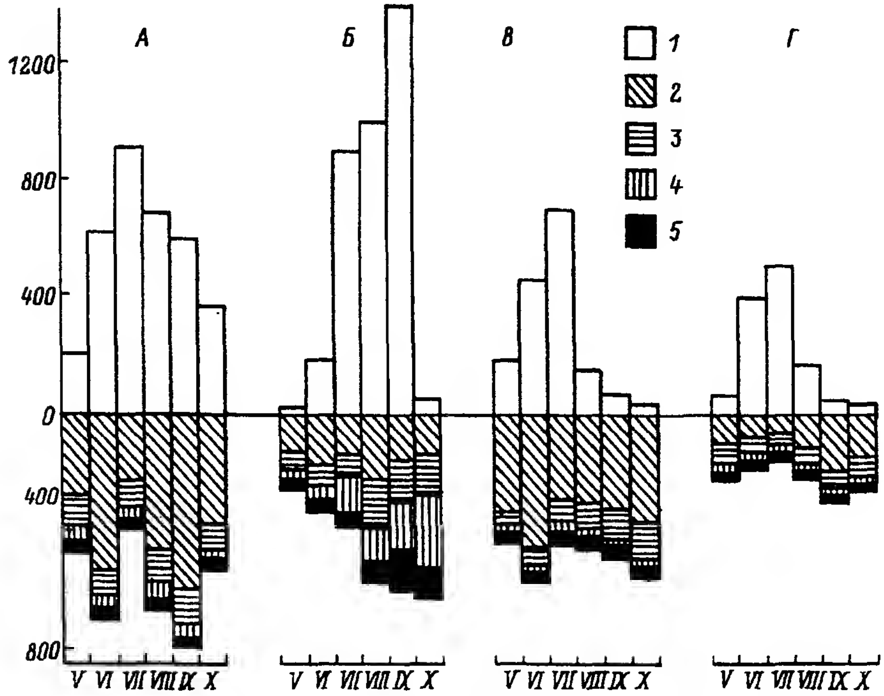


Рис. 2. Изменение массы надземных и подземных частей в процессе сезонного развития многолетних поликарпических растений.

А — Carex campylorhina, Б — Chamerion angustifolium, В — Lamium barbatum, Г — Chelidonium asiaticum. 1 — надземная масса; *2—5* — подземная масса в почвенном слое 0—5 (*2*), 5—10 (*3*), 10—20 (*4*), 20—30 см (*5*). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

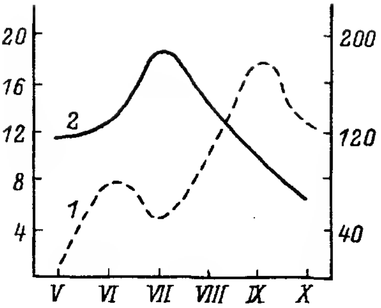


Рис. 3. Изменение среднемесячных показателей атмосферных осадков (*1*) и температуры воздуха (2) в течение вегетационного периода.

По оси абсцисс — календарные месяцы: по осям ординат: слева — температура, °C; справа — осадки, мм.

подземные органы фактически больше не происходит. В связи с острым недостатком пластических веществ корни начинают отмирать, а после обсеменения растений быстро усыхают и надземные побеги.

У травянистых многолетников к активным аттрагирующим зонам относятся не только растущие части, но и запасающие ткани многолетних подземных органов, образующие в зимний период главную емкость для ассимилятов (Курсанов, 1976, и др.). Накопление пластических веществ в запасающих тканях подземных органов обеспечивает быстрый рост надземных побегов в начале следующего вегетационного сезона. Усиленный рост надземных частей и их интенсивная поглотительная деятельность в начале вегетационного сезона обусловливают уменьшение общей массы подземных органов, что видно на примере *Chelidonium asiaticum* (рис. 2, *Г*). Сезонный минимум подземной массы у растений *Carex campylorhina*, *Lamium barbatum* и *Chelidonium asiaticum*, наблюдавшийся в середине июля, совпал с фенофазой «конец цветения—начало плодоношения» и максимальным накоплением зеленой биомассы. У растений *Chamerion angustifolium* в этот период также отмечалось снижение массы подземных частей в верхнем почвенном слое (0—5 см). Ростовые процессы в подземной сфере в это время резко замедлялись. Этому способствовали также метеорологические условия, характеризовавшиеся в тот период наиболее высокими показателями среднемесячной температуры воздуха и незначительным количеством осадков (рис. 3).

Резкое сокращение ростовых процессов и снижение корневой массы в период летнего повышения температур отмечали разные исследователи (Brown, 1939; Penfound, 1956, и др.). Постепенное уменьшение температуры воздуха и обильные дожди в августе и сентябре способствовали усилению процесса корнеобразования и накоплению корневой массы у всех исследуемых видов. После завершения процесса обсеменения у растений *Chelidonium asiaticum* и *Lamium barbatum* в конце июля—начале августа началось массовое отмирание надземных побегов, сопровождавшееся оттоком пластических веществ из них в запасающие ткани подземных органов. Аккумуляция метаболитов и активные ростовые процессы в подземной сфере обусловили увеличение в середине сентября запасов подземной биомассы у всех изучаемых травянистых многолетников. Последующее снижение в середине октября массы подземных частей в монодоминантных группировках с доминированием *Carex campylorhina* и *Chelidonium asiaticum*, очевидно, можно объяснить образованием во второй половине сентября—начале октября надземных побегов второй генерации,

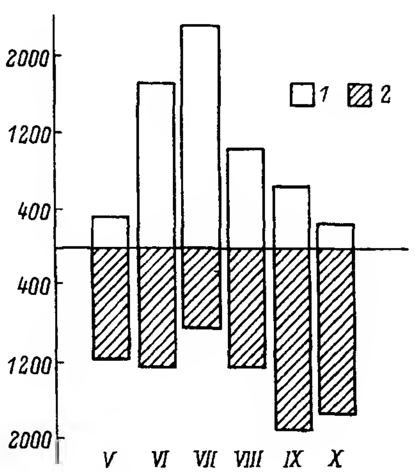


Рис. 4. Динамика общей надземной (*1*) и подземной (2) фитомассы травяного покрова на 2-летней гари лианово-кустарникового широколиственно-кедрового леса в течение вегетационного периода.

По оси абсцисс — календарные месяцы; по оси ординат — фитомасса, кг абс. сух. массы/га.

на развитие которых могли пойти пластические вещества из запасающих тканей подземных органов.

Сходные закономерности отмечались также в сезонной динамике *G* и *R* всего травяного покрова исследуемой 2-летней гари (рис. 4).

Максимальное накопление зеленой массы (2387.5 кг абс. сух. массы/га) отмечалось в середине июля при минимальных запасах массы подземных частей (865 кг/га). При этом наибольшую долю зеленой биомассы (73 %) составляли надземные побеги *Chelidonium asiaticum*, около 20 % — надземные части 5 многолетников (*Chamerion angustifolium*, *Lamium barbatum*, *Carex campylorhina*, *Artemisia rubripes*, *Cirsium pendulum*), а на долю остальных 50 видов травянистых растений приходилось лишь 7 % от всей надземной биомассы травяного покрова.

Изменение массы надземных и подземных частей растений в ходе их возрастного развития

В общем процессе возрастного развития растений происходит постепенное накопление органической массы как в надземных, так и подземных органах до периода зрелости или стадии средневозрастных генеративных растений. Затем процесс отмирания тканей начинает преобладать над процессом роста, в результате снижается общая масса органического вещества. При этом у особей разного возраста отмечаются существенные различия не только в общем содержании органического вещества, но и в характере распределения его между надземными и подземными частями, что видно на примере 4 многолетних инициальных видов (рис. 5).

На первых этапах онтогенеза у изучаемых многолетних растений в отличие от 1- и 2-летних монокарпиков надземная фитомасса нарастает интенсивнее, чем подземная. Это согласуется с литературными данными (Курсанов, 1976; Лархер, 1978, и др.) о том, что на первых этапах развития многолетников большее количество метаболитов идет на формирование листьев и стеблей. Величина *G* у молодых прегенеративных растений 4 рассматриваемых видов составляла 60—80 % от всей сухой массы растений. Максимальные запасы *G* отмечаются у средневозрастных генеративных растений, отличающихся наиболее интенсивным плодоношением. В этот период

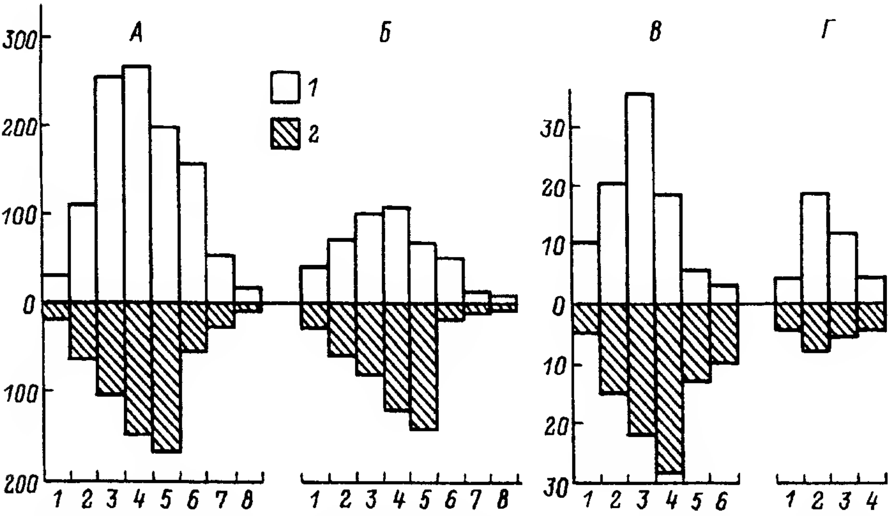


Рис. 5. Распределение абсолютно сухой массы между надземными (*1*) и подземными (*2*) частями растений разного возраста.

А — *Artemisia rubripes*, *Б* — *Chamerion angustifolium*, *В* — *Lamium barbatum*, *Г* — *Chelidonium asiaticum*. По осям абсцисс — возраст особей, лет; по осям ординат — биомасса, г абс. сух. массы.

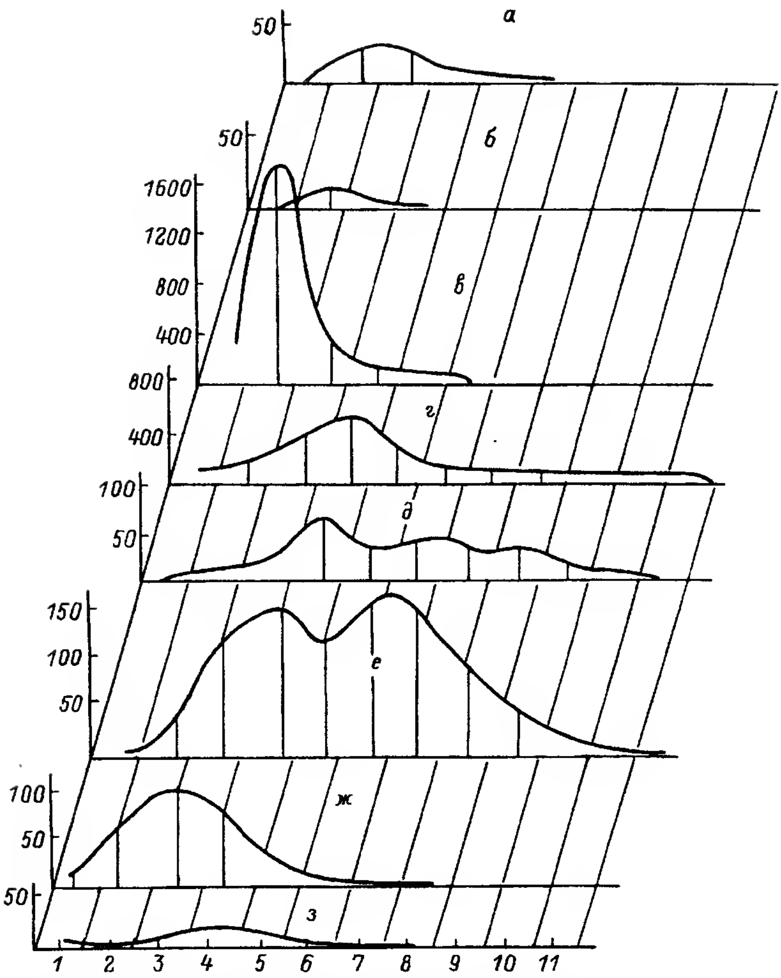


Рис. 6. Изменение фитомассы надземных частей ценопопуляций инициальных видов на первых этапах послепожарного развития сообществ, образовавшихся на месте лианово-кустарникового широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6-1975, секция 2).

а — *Epilobium davuricum*, б — *Impatiens noli-tangere*, в — *Chelidonium asiaticum*, г — *Chamerion angustifolium*, д — *Sonchus arvensis*, е — *Artemisia rubripes*, ж — *Lamium barbatum*, з — *Urtica angustifolia*. По осям абсцисс — возраст послепожарного сообщества, лет; по осям ординат — фитомасса, кг абс. сух. массы/га.

процесс расходования питательных веществ на цветение и плодоношение преобладает над процессом отложения их в запас (Лархер, 1978).

По мере старения и снижения общей массы органического вещества у растений происходит постепенное увеличение доли подземных частей в структуре всей биомассы особей. При этом характерно перемещение пластических веществ из надземных органов в запасающие ткани подземных частей растений. Это согласуется с известным «законом бережливости» К. Бэра (цит. по: Работнов, 1985), по которому растение в процессе старения «стремится»: а) реутилизировать все полезное, содержащееся в отмирающих органах; б) перераспределять необходимые вещества из менее активных стареющих органов в более активные; в) сохранять как можно дольше стареющие органы.

Растения разного возраста различаются также темпами и длительностью накопления биомассы в течение вегетационного сезона. Для молодых прегенеративных растений характерен более длительный период роста; сезонный максимум в накоплении органической массы у них сдвигается обычно на более поздние сроки. Так, у особей *Chamerion angustifolium* и *Artemisia rubripes*, произраставших на гари мезогигрофитного и хвойно-широколиственного леса (пр. пл. 37-1983), сезонный максимум в накоплении зеленой массы у 1—2-летних виргинильных растений пришелся на середину сентября, у 3—4-летних средневозрастных генеративных растений — на третью декаду августа, а у 5—6-летних старых генеративных растений — на середину августа. Подобная тенденция отмечалась и у других видов (*Lamium barbatum*, *Chelidonium asiaticum*, *Carex campylorhina* и др.).

Представление о характере развития отдельных инициальных видов и динамике их растительной массы на первых этапах послепожарных сукцессий можно получить из данных 11-летних учетов надземной фитомассы их ценопопуляций на гари мезофитного широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6-1975, секция 2) (рис. 6).

После жизненной кульминации (или преобладания в ценопопуляциях средневозрастных генеративных растений), отмечавшейся у *Impatiens noli-tangere*, *Epilobium davuricum* и *Chelidonium asiaticum* на 2-м, у *Lamium barbatum* на 3-м, у *Chamerion angustifolium* и *Sonchus arvensis* на 4-м, у *Artemisia rubripes* на 6-м годах развития после пожара, произошло резкое снижение численности и продуктивности их ценопопуляций,

Экологические аспекты изменения продуктивности травяннстых растеннй

Интенсивность жизненных процессов и накопления органического вещества в растениях в большой степени зависит также от обеспеченности их световой энергией, водой и элементами минерального питания, а также других прямо действующих факторов. На хорошо освещенных гарях, богатых минеральными веществами, освободившимися в результате сгорания растений и подстилки, особи светолюбивых инициальных и серийных видов отличаются ускоренными темпами роста, быстрым накоплением органического вещества и более короткой продолжительностью жизни. В противоположность им у растений многих теневыносливых климаксовых видов (*Dryopteris amurensis*, *Phegopteris connectilis* и др.) в условиях интенсивной конкуренции происходит замедление темпов развития и накопления органического вещества. На дифференцированную способность растений разных видов ускорять или снижать темпы ростовых процессов и накопления органической массы в зависимости от условий среды указывали разные авторы (Сукачев, 1941; Работнов, 1949, и др.).

Следует отметить, что медленное и более продолжительное развитие растений в неблагоприятных по какому-либо прямо действующему фактору условиях среды нередко способствует достижению особями более крупных размеров и большей биомассы. Так, при некотором затенении под пологом сохранившихся деревьев у ряда представителей инициальных и серийных видов наблюдалось увеличение размеров и биомассы особей при увеличении длительности их жизни.

В зависимости от сочетания основных экологических факторов (света, тепла, влаги и др.) изменяется не только общая продукция растений, но и соотношение массы их надземных и подземных частей. В результате наших исследований подтверждено заключение ряда авторов (Пьявченко, 1960; Коробейникова, 1975; Базилевич, Шмакова, 1984, и др.) о том, что дефицит влаги и почвенного богатства способствует увеличению доли подземных органов, а недостаток света — возрастанию доли надземных частей. Так, у 2-летних средневозрастных генеративных растений *Chelidonium asiaticum* в период массового цветения отношение массы подземных частей (R) к массе надземных (G) на достаточно богатых свежих почвах (пр. пл. 6-1975, секция 2) составило R/G = 0.40, в то время как на менее развитых периодически сухих почвах крутого инсолируемого склона (пр. пл. 42-1984) это отношение было равно 0.48. У 2-летних растений *C. asiaticum*, развивавшихся под пологом сохранившегося древостоя и на открытых освещенных участках гари ксеромезофитного лимонниково-лещинного кедровника (пр. пл. 36-1983), отношения подземной фитомассы к надземной составляли 0.35 и 0.40 соответственно.

От условий среды зависит продуктивность не только отдельных растений, их надземных и подземных частей, но и ценопопуляций в целом. Известно, что величина продукции ценопопуляций зависит главным образом от двух показателей — численности растений и среднего их прироста (мощности). Условия для достижения максимальной численности и наибольшей мощности особей обычно не совпадают. Соотношения между численностью особей и запасами их органической массы в различных условиях среды можно проследить на примере ценопопуляций одного из характерных доминантов первых этапов сукцессий — *Chelidonium asiaticum.* На 2-летней гари мезофитного лианово-кустарникового широколиственно-кедрового леса в середине июля численность ценопопуляции чистотела составила 32 000 экз./га, а общие запасы их надземных частей в абсолютно сухом состоянии — 1737 кг/га. Вместе с тем на одновозрастной гари мезоксерофитного рододендроново-мелкоосокового дубово-кедрового леса численность особей чистотела достигала 45 000 экз./га, а продукция их надземных частей не превышала 310 кг/га. Более высокая продуктивность ценопопуляции чистотела на свежих и довольно богатых почвах гари лимонниково-кустарникового широколиственно-кедрового леса объяснялась крупными размерами надземных побегов (до 150 см); у одного растения в среднем насчитывалось 5 побегов. В то же время на слабо развитых периодически сухих почвах 2-летней гари мезоксерофитного рододендроново-мелкоосокового дубово-кедрового леса на одной особи чистотела было не более 2—3 генеративных побегов, а высота их не превышала 50—70 см. Различное соотношение между численностью и мощностью растений, произрастающих в оптимальных и неблагоприятных по какому-либо фактору условиям, отмечалось также и у других видов.

На отсутствие тесной корреляции между максимальной численностью и наибольшей мощностью растений обращали внимание многие исследователи (Прозоровский, 1940; Шенников, 1942; Работнов, 1959, и др.), предложившие различать фитоценотический, или синэкологический, оптимум (по максимальной численности растений) и индивидуальный, или аутэкологический, оптимум (по наибольшей мощности растений). Индивидуальный оптимум соответствует оптимальному сочетанию экологических режимов для развития отдельных особей при отсутствии жесткой конкуренции, а фитоценотический — тем условиям, при которых достигается наилучшее развитие ценопопуляции. Максимальная численность последних наблюдается в местообитаниях с менее благоприятными экологическими режимами, но при отсутствии сильных конкурентов. Только при сочетании благоприятных экологических условий для развития растений того или иного вида и отсутствии его сильных конкурентов индивидуальный и фитоценотический оптимумы могут совпасть.

Как известно, растения разных видов неодинаково реагируют на изменения одних и тех же экологических факторов. В контрастные по количеству осадков и термическому режиму вегетационные сезоны у одних ценопопуляций отмечается увеличение надземной биомассы, а у других — снижение продуктивности на фоне закономерных возрастных изменений. Так, в наиболее теплые и засушливые вегетационные сезоны (1979, 1982 и 1988 гг.) на гари мезофитного лианово-кустарникового широколиственно-кедрового леса у растений одних ценопопуляций (*Carex campylorhina*, *Bupleurum longiradiatum* и др.), более легко переносящих недостаток влаги в почве, возрастала величина годичной продукции надземных частей, в то время как у сравнительно холодостойких и влаголюбивых видов (*Carex xyphium*, *Thalictrum filamentosum*, *Circaea alpina* и др.) она снижалась. В прохладные вегетационные сезоны с обильными осадками (1980, 1983 и 1987 гг.) у представителей 1-й группы масса надземных частей снижалась, тогда как у представителей 2-й группы она возрастала. При этом величина продукции подземных органов находилась в обратной зависимости: чем больше увеличивалась масса надземных органов, тем меньше накапливалась органическая масса в подземной сфере, и наоборот.

Изменение общих запасов фитомассы травяного покрова в ходе послепожарных сукцессий

В ходе послепожарных демутационных сукцессий запасы фитомассы травяного покрова чаще всего достигают максимальной величины на первых этапах до формирования сомкнутого древесного молодняка. Максимальная продукция надземных частей травянистых растений (2200—2800 кг абс. сух. массы/га) отмечалась в первые 2—4 года после пожара в местообитаниях с хорошо дренированными, богатыми, свежими и влажными почвами в условиях достаточной освещенности. Общее представление о характере и темпах накопления растительной массы травяного покрова на первых этапах сукцессий в различных лесорастительных условиях можно получить, рассмотрев показатели чистой первичной продукции надземных частей травянистых растений, установленные с помощью метода моделей на гарях мезофитного лианово-кустарникового широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6-1975, секция 2) и мезогигрофитного осоково-папоротникового кедрово-темнохвойного леса (пр. пл. 11-1975, секции 4 и 5) (рис. 7).

На гари мезофитного широколиственно-кедрового леса максимальная продукция (2387 кг абс. сух. массы/га) надземных частей травяного покрова отмечалась на 2-й год после пожара. При этом 73 % от всей массы приходилось на долю *Chelidonium asiaticum*. В более прохладных условиях на гари мезогигрофитного кедрово-темнохвойного леса продукция надземных частей травяного покрова достигла максимума (2277 кг/га) на 4-й год после пожара (рис. 7, *Б*). Основная часть продукции приходилась на долю *Chamerion angustifolium* (67 %) и *Carex xyphium* (25 %).

После завершения жизненного цикла у растений преобладающих инициальных видов общая масса травяного покрова обычно резко снижается. На гари мезофитного широколиственно-кедрового леса уменьшение общих запасов фитомассы травяного покрова началось уже на 3-й год после пожара (рис. 7, *А*). К этому времени в состав регрессивного типа популяций (Работнов, 1950), характеризующегося преобладанием процессов затухания и отмирания над процессами воспроизведения и роста растений, перешли ценопопуляции *Chelidonium asiaticum*, *Impatiens noli-tangere*, *Epilobium davuricum* и *Erigeron canadensis*. На 10-й год после пожара закончили жизненный цикл и исчезли из состава травяного покрова 15 из 23 инициальных видов, развивавшихся на данной гари, а на 15-й год встречались лишь старые особи 2 инициальных видов (*Artemisia rubripes*, *Saussurea ussuriensis*).

На гари мезогигрофитного кедрово-темнохвойного леса снижение общей массы травяного покрова началось на 5-й год после пожара. К этому времени в состав

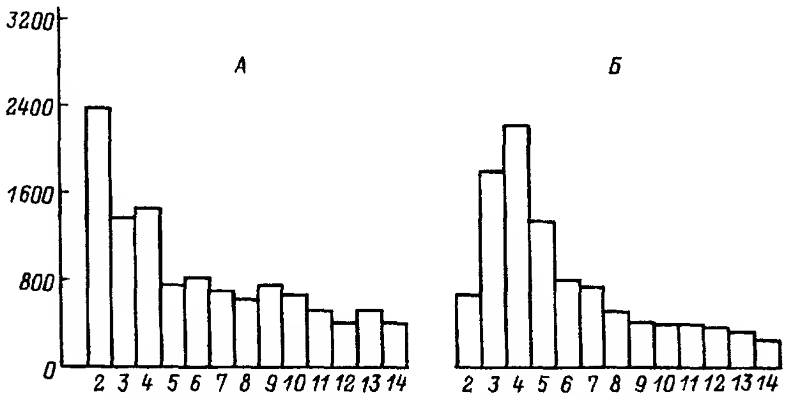


Рис. 7. Изменение общей надземной фитомассы травяного покрова в первые 14 лет развития сообществ после пожаров в мезофитном лианово-кустарниковом широколиственно-кедровом (*А*) и мезогигрофитном осоково-папоротниковом кедрово-темнохвойном (*Б*) лесах.

По осям абсцисс — возраст послепожарного сообщества, лет; по оси ординат — фитомасса, кг абс. сух. массы/га.

регрессивного типа перешли ценопопуляции *Chamerion angustifolium*, *Impatiens noli-tangere*, *Epilobium davuricum* и *Urtica angustifolia*. На 6-й год сократилось участие уже всех инициальных видов, а на 15-й год после пожара они фактически исчезли из напочвенного покрова данной гари.

Исчезновение из состава кустарничково-травяного яруса растений инициальных видов приводит к относительно стабильному содержанию запасов фитомассы на последующих этапах лесовосстановительного процесса. Общая масса надземных частей травянистых растений под пологом временных и коренных древостоев на хорошо развитых свежих и влажных почвах чаще всего находится в пределах 200—450 кг/га. В период распада сомкнутого древостоя и увеличения освещенности под пологом леса общая фитомасса травяного покрова может возрастать до 700—800 кг/га преимущественно за счет светолюбивых серийных видов (*Carex campylorhina*, *Athyrium spinulosum*, *Galium dahuricum* и др.).

Более низкие запасы фитомассы кустарничково-травяного яруса на всех этапах сукцессий отмечаются в местообитаниях, связанных с дефицитом влаги в почве и расположенных на крутых инсолируемых склонах. В периодически сухих местообитаниях в ходе послепожарного восстановления ксеромезофитных широколиственно-кедровых и темнохвойно-кедровых лесов максимальная продукция надземных частей травяного покрова не превышает 300—400 кг/га, она обусловлена преимущественно развитием ценопопуляций *Chelidonium asiaticum* в первые 3—4 года после пожара. На всех последующих этапах лесовосстановительного процесса общая масса надземных частей растений кустарничково-травяного яруса составляет не более 100—200 кг/га. Еще меньшие запасы фитомассы травяного покрова (50—150 кг/га) под пологом производных и коренных древостоев отмечаются на крутых инсолируемых склонах с бедными и сухими почвами, с которыми сопряжены мезоксерофитные дубово-кедровые рододендроново-мелкоосоковые, а также дубово-кедровые лещинно-рододендроновые леса. Минимальные запасы фитомассы кустарничково-травяного яруса (45—100 кг/га) зафиксированы в ксеромезофитных темнохвойно-кедровых лесах с редким низкотравно-мелкоосоковым покровом. Успешному развитию травянистых растений здесь препятствуют сомкнутый древостой и мощный слой подстилки из слабо разложившейся сухой хвои.

Таким образом, можно сделать вывод, что накопление органического вещества в надземных и подземных органах травянистых растений тесно связано с этапами послепожарных сукцессий и условиями местообитания. Общая масса надземных частей травяного покрова достигает максимальной величины на первых этапах сукцессий, когда в травяном покрове обильно разрастаются инициальные виды. Завершение жизненного цикла у растений пионерного комплекса приводит к относительной стабилизации продуктивности кустарничково-травяного яруса на последующих этапах лесовосстановительного процесса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базилевич Н. И., Титлянова А. А. Особенности формирования травяных экосистем (некоторые итоги работ МБП в СССР и других странах) // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 1. С. 34—52.

Базилевич Н. И., Шмакова Е. И. Географические закономерности продукционного процесса луговых степей СССР // Современные проблемы географии экосистем. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1984. С. 228—231.

Гортинский Г. Б., Калинина А. В., Понятовская В. М. К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности // Проблемы биогеоценологии. М., 1973 С. 58—71.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Комарова Т. А. Сезонное развитие надземных и подземных органов травянистых растений на гари кедрово-широколиственного леса // Биоценотические исследования на Верхнеуссурийском стационаре. Владивосток, 1978. С. 59—72.

Комарова Т. А. Некоторые особенности развития инициальных видов растений на ранних этапах послепожарных сукцессий // Комплексные исследования лесных биогеоценозов. Владивосток, 1980. С. 3—18.

Комарова Т. А. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1992. 183 с.

Коробейникова В. П. К оценке чистой первичной продукции некоторых луговых сообществ // Экология. 1975. Вып. 5. С. 78—80.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М., 1976. 646 с.

Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.—Л., 1959. Т. 1. С. 13—75.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 382 с.

Прозоровский А. В. Изучение биоценотических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов // Сов. ботаника. 1940. № 5-6. С. 302—316.

Пьявченко Н. И. О взаимовлиянии материнского древостоя и подроста в сосняке кустарничково-сфагновом // Тр. МОИП. 1960. № 3. С. 213—220.

Работнов Т. А. Некоторые данные по биологии луговых сорняков: порезника горного и дягиля лекарственного // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54. Вып. 2. С. 61—67.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. О работах Элленберга по каузальному изучению луговой растительности // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 5. С. 634—638.

Работнов Т. А. Экология луговых трав. М., 1985. 176 с.

Раменский Л. Г. К вопросу о количественном учете травяного покрова // Матер. по организации и культуре кормовых площадей. 1915. Вып. 12. С. 105—140.

Раменский Л. Г. Проективный учет и описание растительности. М., 1929. 55 с.

Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 181—201.

Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., 1968. 143 с.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А. и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М., 1976. С. 14—43.

Сукачев В. Н. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие // ДАН СССР. 1941. Т. 30. Вып. 8. С. 752—755.

Титлянова А. А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозе. Методич. руководство. Новосибирск, 1971. 31 с.

Титлянова А. А., Тихомирова Н. А., Шатохина Н. Г. Продукционный процесс в агроценозах. Новосибирск, 1982. 185 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шенников А. П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении // Журн. общ. биол. 1942. Т. 3. № 5-6. С. 331—361.

Brown E. M. Some effects of temperature on the growth and chemical composition of certain pasture grasses // Miss. Agr. Exp. Stat. Bull. 1939. Vol. 299. P. 1—76.

Clements F. E. Plant succession and indicators. N. Y., 1928. 452 p.

Penfound W. T. Primary production of vascular aquatic plants // Limnol. Oceanogr. 1956. N 1. P. 92—101.

Stukey J. H. Seasonal growth of grass roots // Amer. J. Bot. 1941. Vol. 28. N 6. P. 486—491.

Troughton A. The underground organs of Herbage grasses. Berkshire, Hurley, 1957. 163 p. (Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops. Bull. 44).

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Дальневосточный государственный
университет
Владивосток

Получено 3 VII 1995

SUMMARY

The dynamics of productivity of herbs was studied for 20 years (1975—1994) at burn sites and clearings of different age in the *Pinus koraiensis* broad-leaved and the *Pinus koraiensis* dark

coniferous forests in the South Sikhote-Alin mountains. The analysis on the transformation factors and mechanisms of overground and subterranean phytomas has been made. The dynamics of the phytomass depends largely on the seasonal and age patterns of the herbs development and it is usually connected with the habitat variability and stage of post-fire regeneration.

УДК 581.526.2.001.33(571.12)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

© Ю. В. Титов, А. Ф. Потокин, И. Ф. Садекова

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РЕЧНЫХ ПОЙМ В ВЕРХНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ТАЗ

YU. V. TITOV, A. F. POTOKIN, I. F. SADEKOVA. THE VEGETATION OF FLOOD PLAINS IN UPPER FLOW REACHES OF THE TAZ RIVER

В 1991—1992 гг. было проведено геоботаническое обследование растительности пойм р. Таз и ее левобережных притоков в пределах северного макросклона Верхне-Тазовской возвышенности. Исследованы все генетические зоны пойм и надпойменные террасы. Рассмотрены структура пойм и типы пойменных местообитаний. На обследованной территории в поймах преобладает следующий лесной ряд аллювиальных сукцессий: разнотравно-злаковые прирусловые луга → разнотравно-злаковые ивняки → → разнотравно-злаковые березняки → разнотравно-бореальные лиственничники → разнотравно-зеленомошные елово-кедровые насаждения.

В 1991—1992 гг. нам удалось исследовать растительность речных пойм в пределах северного макросклона Верхне-Тазовской возвышенности методом сплава по р. Таз (от восточной границы Верхне-Тазовского заповедника до устья р. Потолька) и ее левобережным притокам — рекам Ратта и Поколька. Были обследованы территория Верхне-Тазовского заповедника и прилегающие к ней с востока и севера районы. Изучение растительного покрова проводили на пойменных массивах, включая все генетические зоны пойм и надпойменные террасы. Было заложено пять топоэкологических профилей с инструментальным нивелированием флювиального рельефа и непрерывным описанием почв и растительности по общепринятым методам. В ходе исследований изучена флора пойм, в которой насчитывается более 300 видов сосудистых растений, 53 вида мхов и 30 видов лишайников; сделано 170 геоботанических описаний и около 60 описаний почв.

Ландшафтно-геоботаническая характеристика территории

Обследованная территория (см. рисунок) расположена на северном макросклоне Верхне-Тазовской возвышенности и, согласно геоботаническому районировани (Растительный..., 1985), относится к северотаежной подзоне, однако по климатическим условиям и почвенно-растительному покрову ее можно с полным основанием отнести к переходной полосе между средней и северной тайгой (Козлова и др., 1972 Лапшина, 1978).

Климат континентальный. Продолжительность вегетационного периода — 120 дней, сумма эффективных температур (>10 °С) — 1200 °С, сумма осадков — 790 мм, коэффициент увлажнения — 1.52. Максимум осадков в вегетационный сезо приходится на июль—август. Мерзлые породы отсутствуют. Гидротермически режим вегетационного сезона позволяет в пос. Ратта (на северной границе района успешно выращивать пропашные и овощные культуры.

Рельеф имеет сложное строение. Плакорные местообитания представляют собо дренированные аккумулятивно-денудационные равнины (морские отложения сале

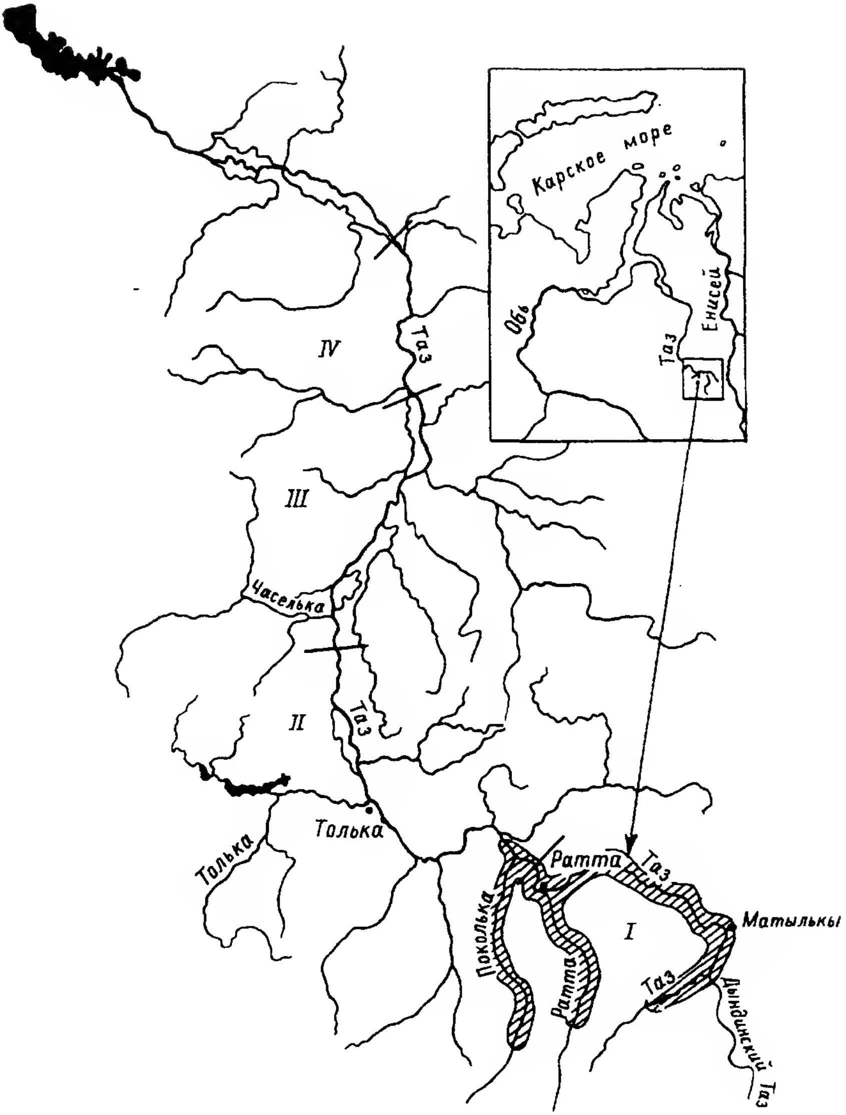


Схема бассейна р. Таз.

Заштрихованная часть — район исследований; *I—IV* — номера геоботанических округов; поперечные прямые линии — границы геоботанических округов.

хардской свиты, перекрытые водно-ледниковыми отложениями), на которых преобладают склоновые поверхности. Средняя высота плакоров — около 200 м над ур. м., равнины сложены песками с галькой, супесями и суглинками. Поверхность возвышенности расчленена глубокими долинами рек, хорошо выражена овражно-балочная сеть. В долинах рек формируются низкие аккумулятивные равнины, представленные в основном III надпойменной террасой. Местами хорошо выражена также II надпойменная терраса. Террасы сложены песками и супесями и имеют полого-волнистый рельеф, часто встречаются дюнообразные всхолмления (эоловые формы рельефа). Наличие разветвленной речной и овражно-балочной сети, а также легкий механический состав почвообразующих пород и преобладание в рельефе склоновых поверхностей обеспечивают хорошую дренированность междуречий, поэтому обследованная территория слабо заболочена и заозерена, отличается высокой лесистостью и отсутствием торфяников.

Сведения о почвенно-растительном покрове водораздела данных территорий приведены в единственной работе Е. И. Лапшиной (1978). Эта работа выполнена на основе наземных маршрутных исследований. Коренными лесами на подзолистых элювиально-глеевых почвах вершин и склонов возвышенности являются елово-кедровые кустарничково-зеленомошные сообщества с бореальными видами кустарничков и трав. Коренные леса не вырубались, в них наблюдаются разновозрастные древостои (до 250 лет) с запасом древесины 200—250 м^3/га. В древесном ярусе, кроме кедра и ели, обычна примесь пихты и лиственницы. Производные послепожарные леса представлены березовыми и осиновыми насаждениями с елью и кедром.

Среди коренных сообществ в основном преобладают елово-кедровые бруснично-зеленомошные и чернично-зеленомошные леса IV класса бонитета, довольно сходные по видовому составу. Кустарниковый ярус редкий, включает в себя *Rosa acicularis*,[1] *Sorbus sibirica*, *Duschekia fruticosa*. Основу напочвенного покрова составляют *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Linnea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *L. complanatum*, *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*. В небольшом обилии присутствуют *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*, *Goodyera repens*, *Calamagrostis obtusata*. Моховой ярус с покрытием до 60—70 % состоит из *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum commune*.

В понижениях рельефа и на выположенных участках распространены елово-кедровые багульниково-осоково-сфагновые леса V класса бонитета на торфяно-глеевых длительно-сезонно-мерзлотных почвах. Древесный ярус в них сильно угнетен, подлесок не выражен. В напочвенном покрове доминируют мхи *Sphagnum anqustifolium*, *S. fallax*, *S. girgensohnii*, гипоарктические кустарнички *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, а также *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus palustris*, *Carex globularis*.

Сосновые леса приурочены преимущественно к супесчано-песчаным почвам надпойменных террас. Все они пирогенного происхождения, относительно одновозрастные — II—V классов возраста, V—Va классов бонитета. Возобновление их происходит без смен пород. По мнению Лапшиной (1978), сосновые леса левобережья верховьев р. Таз аналогичны северотаежным лесам этой формации других районов подзоны северной тайги Западной Сибири. Согласно нашим описаниям сосновых лесов надпойменных террас р. Таз до 66-й параллели, этот вывод подтверждается.

Основные площади сосновых лесов заняты сосняками бруснично-лишайниковыми на мелкобугристых эоловых песках II и III надпойменных террас. Почвы под ними — иллювиально-гумусово-железистые подзолы коротко-сезонномерзлотные. Сосняки почти чистые, иногда с небольшой примесью березы. Подлесок редкий, состоит из *Sorbus sibirica* и *Juniperus sibirica*. Почти сплошной лишайниковый покров сложен *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *C. mitis*, *Cetraria islandica*, а также трубчатыми и бокальчатыми лишайниками рода *Cladonia*. Зеленые мхи (*Polytrichum alpestre*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*) образуют небольшие пятна в западинах и по приствольным повышениям. Цветковых растений несколько видов — *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Festuca ovina*, *Linnaea borealis*, *Arctostaphylos uva-uris* с общим покрытием 10—30 %.

Значительно меньшую площадь занимают сосняки бруснично-зеленомошные и багульниково-сфагновые. Первый тип сосняков встречается на подзолистых супесчаных почвах. В составе древостоев обычна примесь ели, березы и лиственницы. В подлеске добавляются *Rosa acicularis* и *Duschekia fruticosa*. В напочвенном покрове, кроме брусники, черники, багульника и linnеи северной, обычны *Lycopodium annotinum*, *Luzula pilosa*, *Majanthemum bifolium*, *Calamagrostis obtusata*. Моховой покров сплошной, состоит из зеленых мхов с редкими пятнами лишайников, среди которых встречается *Peltigera aphtosa*. Второй тип сосняков распространен на пониженных участках террас с близкой верховодкой. Почвы торфяно-глеевые супесчаные или суглинистые. В сосновом древостое обычна незначительная примесь кедра. Подлесок редкий, состоит из *Betula nana* и *Salix lapponum*. Моховой покров сплошной, сложен сфагновыми и зелеными мхами с мелкими пятнами лишайников. В травяном ярусе растут *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*.

---

[1] Латинские названия приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

На плакорных равнинах болота довольно редки, они сосредоточены в основном в долинах и поймах рек.

Структура речных пойм и типы пойменных местообитаний

Реки на обследованной территории имеют узкие долины, врезанные на глубину 20—40 м. Уклоны русел значительные, в верхнем и среднем течении рек много валунно-галечных перекатов. Поймы узкие — от 0.2 до 1.5 км. В поймах эрозионные процессы преобладают над аккумулятивными, что проявляется в интенсивном разрушении террас, выходящих к руслам. В верховьях рек наблюдается в основном побочневый тип руслового процесса, в среднем течении — ограниченное меандрирование, на отрезке р. Таз от слияния с р. Дындинский Таз и в устьевых частях левобережных притоков р. Таз — свободное меандрирование. Поймы гривистые, сегменто-гривистые и ступенчато-гривистые песчаные. На участках с ограниченным и свободным меандрированием хорошо выделяются пойменные массивы; они повышены в приверхе и понижены в ухвостье и в притеррасье. Вторичной гидросети в поймах нет.

Структура речных пойм неодинакова на участках рек с различными типами руслового процесса. В верховьях рек Таз, Ратта, Поколька, в верхнем и среднем течении их притоков (например, р. Пюлькы) с побочневым типом руслового процесса поймы узки и не развиты. На плёсовых участках рек за береговым валом следует узкая полоса грив и западин, расположенных параллельно руслу. На извилинах русла подмываемые (эрозионные) берега интенсивно разрушаются, а на омываемых берегах аккумуляция аллювия идет слабо, что проявляется в незначительной ширине песчаных кос и резком их переходе в береговой вал.

В среднем течении рек и в устьевых частях их протоков с ограниченным меандрированием, где заметно выражена извилистость русла, формируются меандры. В пределах меандра хорошо выделяются зона активной поймы (прирусловье), сложенная дугообразными гривами и западинами, центральная пойма с выположенным флювиальным рельефом и притеррасная пониженная пойма, иногда с выраженным притеррасным швом (старицей), частично заполненным водой.

В нижнем течении рек со свободным меандрированием русла пойма состоит из современных меандров, заключенных в излучину русла, и «древних» меандров, в разное время отделившихся от русла реки. Такая пойма имеет сложное строение. В ней много старичных подковообразных озер, отделившихся от русла; многие из них приурочены к швам причленения меандров разного возраста. Транзитные потоки паводковых вод по старицам способствуют формированию активной поймы в различных ее частях (от прирусловья до притеррасья) в виде узких полос вдоль водотоков. Притеррасная пойма повышена, так как охватывает древний меандровый пояс; именно здесь распространены наиболее зрелые пойменные почвы, близкие по строению зональным. Однако переход пойменных террас к надпойменной террасе остается резким.

Сведения о гидрологическом режиме рек на обследованной территории отсутствуют. О нем можно судить по данным 50—60-х годов, полученным на гидропостах поселков Матылькы и Ратта (Природные..., 1972).

Весеннее половодье продолжается 2 мес, начинается в конце апреля—начале мая, заканчивается в начале июля. Средний максимальный подъем воды составляет около 500 см над меженным уровнем рек. Максимум подъема воды в русле приходится на конец мая. Интенсивность подъема и спада воды примерно одинакова.

Тип местообитания в пойме определяется поемностью (продолжительностью затопления в половодье) и аллювиальностью (интенсивностью отложения аллювия) участка. Поемность участка зависит от его высотного положения относительно меженного уровня воды в реке, а аллювиальность — от положения участка относительно транзитных потоков паводковых вод. Участки, находящиеся в тени транзитных потоков, характеризуются слабой аллювиальностью, а аллювий здесь представлен тонкодисперсными фракциями.

В обследованных поймах рек нами выделены следующие типы местообитаний по поемности.

Внепоемные, приуроченные к древним голоценовым пойменным террасам, вышедшим из-под влияния пойменных процессов 2—2.5 тыс. лет назад (Васильев, Седых, 1984). Высота этих террас — 7—10 м, расположены они у основания надпойменных террас небольшими массивами в среднем и нижнем течении рек.

Краткопоемные, периодически заливаемые на срок до 2 недель. Это участки центральной поймы, реже — береговые валы высотой 5—7 м над меженным уровнем реки.

Среднепоемные, заливаемые на срок до 4 недель, высотой 3—5 м над меженным уровнем реки.

Долгопоемные, заливаемые ежегодно на срок до 8 недель, высотой менее 3 м над урезом воды в реке. Последние местообитания приурочены к западинам и старичным понижениям и включают в себя собственно долгопоемные, заливаемые на срок до 6 недель, и особо долгопоемные, где паводковые воды удерживаются до 8 недель и более.

По аллювиальности выделены следующие местообитания: неаллювиальные; слабоаллювиальные, с отложением наилка до 0.5 см; среднеаллювиальные, с отложением наилка до 2 см; сильноаллювиальные, с ежегодным отложением наилка более 2—4 см.

Важное значение при характеристике местообитаний в пойме имеет механический состав наилка (песчаный, суглинистый, глинистый, илистый). Состав наилка обусловливает тепловой и водный режимы местообитаний, развитие глеевых процессов, интенсивность почвообразования. Таким образом, при характеристике местообитаний в пойме учитывали поемность, аллювиальность и механический состав аллювия.

Соотношение разных типов местообитаний, выделенных по вышеназванным критериям, изменяется по течению рек по мере развития и усложнения пойменных процессов. На отрезках рек с побочневым типом руслового процесса и ограниченным меандрированием в поймах откладывается в основном русловой песчаный аллювий, поймы хорошо дренируются, в них преобладают местообитания высокого и среднего уровней, а долгопоемные местообитания с отложением тонкодисперсных фракций аллювия занимают незначительные площади. В таких поймах преобладает дерново-лесной ряд почвообразования, поймы лесные.

В нижнем течении рек со свободным меандрированием происходят расширение и выполаживание поймы. Появляется древний меандровый пояс с более высокими отметками над меженным уровнем реки, но хуже дренированный рекой по сравнению с современным меандровым поясом. Последний расширяется, в нем увеличиваются площади среднего и низкого экологических уровней с отложением пойменных фаций аллювия — глины и ила; развиваются почвы болотного ряда. В растительном покрове поймы заметно возрастают площади болотистых лугов и низинных болот, сырых заболачивающихся лесов.

На голоценовых пойменных террасах в верхнем течении рек обитают багульниково-сфагновые сосняки, ниже по течению они переходят в осоково-гипново-сфагновые и микстрофные комплексные ерниково-сфагновые болота, но ячеистые и бугристые торфяники в долинах рек на обследованной территории очень редки.

Растительность пойм

По характеру растительного покрова и типу аллювиального процесса обследованная территория входит в *I* геоботанический округ, выделенный нами в пойме р. Таз (Титов и др., 1995). Как мы уже отмечали, растительность пойм на территории заповедника преимущественно лесная. Заключительной стадией смен растительности в поймах являются елово-кедровые сообщества зеленомошной группы типов леса. Однако в зависимости от степени развитости поймы изменяются эколого-динамические ряды смен сообществ (или аллювиальные сукцессии) за счет промежуточных стадий.

В верховьях рек и по небольшим их притокам ряды аллювиальных сукцессий растительности наиболее просты. Здесь по откосам берегов узкой полосой растут высокотравные таежные луга с редкими ивами, переходящие в елово-кедровые разнотравно-зеленомошные леса с примесью лиственницы и пихты. Эти луга представляют наибольший интерес во флористическом отношении. Они наиболее разнообразны по видовому составу среди всей травяной растительности поймы. Число видов — свыше 55, видовая насыщенность — 25—27 видов на 100 м^2, травостои сомкнутые (покрытие около 90 %) и высокорослые (до 1.5 м), продуктивность — до 40 ц/га.

Виды-доминанты: *Equisetum arvense*, *Heracleum sibiricum*, *Pleurospermum uralense*, *Thalictrum flavum*, *Calamagrostis purpurea*, *Sonchus arvensis*, *Vicia cracca*, *Galium boreale*, *Cacalia hastata*, *Alopecurus pratensis*, *Aconitum excelsum*, *Cirsium heterophyllum*. В травостоях присутствуют (с невысоким обилием) *Paeonia anomala*, *Geranium albiflorum*, *Trollius asiaticus*, *Aconitum villosum*, *Angelica sylvestris*, *Senecio congestus*, *Pedicularis uncinata*, *Lilium martagon*, а также типичные пойменные псаммофитные виды. В этих лугах содержится много южнотаежных видов и видов таежного высокотравья горных лесов; они должны стать объектами охраны.

В развитых поймах при ограниченном и свободном меандрировании русла ряды аллювиальных сукцессий усложняются и составляют следующую обобщенную схему: разнотравно-злаковые прирусловые луга → разнотравно-злаковые ивняки → разнотравно-злаковые березняки → разнотравно-бореальные лиственничники → разнотравно-зеленомошные елово-кедровые насаждения.

Рассмотрим подробнее все стадии аллювиальных сукцессий, характерных для обследованной территории (см. таблицу). На прирусловых валах аккумулятивных берегов рек Ратта, Покольки и их крупных притоков (кратко- и среднепоемные сильноаллювиальные местообитания), где откладывается русловой песчаный аллювий, обычны разнотравно-злаковые луга и ивняки с луговым разнотравьем на примитивных слоистых почвах. Луга представлены на вершинах валов разнотравно-наземновейниковыми, на склонах — разнотравно-костровыми сообществами. Прирусловые ивняки составлены *Salix viminalis* с примесью *S. triandra*. Травяной покров в них тот же, что и на лугах, только с меньшим покрытием.

Другой тип местообитаний с интенсивным отложением тонкодисперсных фракций аллювия — днища и пологие борта стариц, которые в сегментно-гривистой пойме сосредоточены в основном в прирусловье и притеррасье. Здесь на глинистых и иловато-глеевых слоистых почвах формируются долгопоемные болотистые осоковые луга и низинные мезотрофные болота. В западинах прирусловья на песчано-глинистых слоистых почвах распространены пурпурновейниково-осоковые луга, в притеррасье на иловато-глеевых почвах — топяно-хвощево-сабельниково-осоковые болота. Следующая стадия болотообразования связана с поселением и разрастанием сфагновых мхов, появлением *Salix myrtilloides*, *Betula nana*. Такие болота отмечены нами в притеррасье у кордона Пюлькы, вблизи урочища Желтый Яр по р. Ратта. Болотный ряд почвообразования, вероятнее всего, и заканчивается на этой стадии в современном меандровом поясе пойм. Микстрофные болота голоценовых террас имеют возраст свыше 2 тыс. лет.

Следующим типом местообитаний, характерным для лесного ряда смен раститель-

Ассоциации аллювиальных сукцессий лесного ряда

Виды	Прирусловые луга	Ивняки		Березняки		Лиственничники	Елово-кедровые леса	
	а	б	в	г	д	е	ж	з
Число описаний	18	13	10	11	12	11	29	6
Сомкнутость древостоя				0.4	0.6	0.6	0.5	0.4
Betula pubescens				10	8	1	3	1
Larix sibirica					1	7	+	+
Picea obovata				+	1	2	2	1
Pinus sibirica					+	+	5	8
Abies sibirica				+	+	+	+	+
Кустарники (ОПП, %)	10	60	40	27	22	16	24	17
Salix viminalis	IV–3	V–5	III–3					
Rosa acicularis				V–3	IV–4	V–3	V–4	III–3
Padus racemosa		IV–3		IV–2	III–3		II–2	
Sweda alba		II–2						
Betula pubescens		IV–3	II–2					
Salix phylicifolia			II–3					
S. lapponum			II–3					
Ribes nigrum			III–2					
Sorbus sibirica				IV–3	V–3	IV–3	V–3	III–3
Duschekia fruticosa				IV–3	III–3		III–3	II–4
Lonicera pallasii				IV–3	V–2	V–3	V–2	
Ribes rubrum				IV–3	III–3		III–2	
Betula nana								I–5
Травяно-кустарничковый ярус (ОПП, %)	40	50	50	51	46	53	50	40
Bromopsis inermis	V–4	IV–3						
Chamerion angustifolium	III–2							
Cerastium arvense	III–2							
Calamagrostis epigeios	IV–3	II–3						
Artemisia vulgaris	V–3	III–2						
Rumex thyrsiflorus	IV–2	III–2						
Hieracium umbellatum	III–3	III–3						
Silene repens	II–2	II–2						
Vicia cracca	III–2	IV–2		III–1				
Poa pratensis		III–2						
Heracleum sibiricum		II–2						
Elytrigia repens		II–3						
Tanacetum vulgare		III–1						
Galium boreale		III–2		IV–2	II–1	IV–2	II–2	
Thalictrum flavum		III–2		IV–3	III–2		II–2	
Veratrum lobelianum				IV–2	III–2	IV–2	IV–2	
Calamagrostis purpurea		III–3	IV–4	IV–4	IV–3	III–3	IV–3	III–3
Caltha palustris			V–3					
Galium palustre			IV–2					
Carex aquatilis			III–3					
C. rhynchophysa			II–4					
C. vesicaria			II–4					
Phalaris arundinacea			II–4					
Carex acuta			II–3					
Equisetum fluviatile			II–2					
Scutellaria galericulata			II–2					
Mentha arvensis			II–2					
Filipendula ulmaria			II–3					

Виды	Прирусловые луга	Ивняки		Березняки		Лиственничники	Елово-кедровые леса	
	а	б	в	г	д	е	ж	з
Carex cespitosa			II–2					
Comarum palustre			V–3					
Ranunculus repens			IV–3					
Rubus arcticus				V–3	V–3	IV–2	IV–3	
Trientalis europaea				III–2	V–2	V–2	V–2	II–1
Majanthemum bifolium				II–2	III–2	V–2	III–2	II–1
Cacalia hastata				II–3	II–2	IV–2	II–2	
Aconitum excelsum				II–3	III–2	III–2	II–2	
Atragene sibirica					III–2	V–3	IV–3	
Vaccinium vitis-idaea					III–2	V–3	V–3	V–3
Linnea borealis					IV–2	V–3	V–3	IV–2
Pyrola asarifolia					IV–2	V–3	IV–3	
Stellaria dichotoma					III–2	III–2	II–2	
Rubus saxatilis					II–4		II–3	
Calamagrostis obtusata						III–3		
Geranium albiflorum						III–3		
Festuca ovina						III–2		
Glyceria lithuanica						III–3		
Gymnocarpium robertianum							II–3	
Orthylia secunda							II–2	
Carex globularis							II–2	III–3
Ledum palustre								V–4
Chamaedaphne calyculata								III–3
Rubus chamaemorus								III–4
Empetrum nigrum								II–2
Vaccinium uliginosum								II–1
Oxycoccus microcarpus								I–3
Vaccinium myrtillus								I–3
Мхи, лишайники (ОПП, %)				3	30	60	53	85
Calliergon cardifolium				I–3				
Mnium sp.				II–3				
Drepanocladus uncinatus				II–1				
Aulacomnium palustris				I–3				II–1
Rhythydiadelphus triquetrus						III–3	II–3	
Hylocomium splendens					IV–4	V–4	V–5	V–5
Pleurozium schreberi					III–3	IV–5	III–4	V–4
Ptilium crista-castrensis					II–4	III–3	III–4	II–3
Peltigera aphthosa					II–1	II–1		III–2
Polytrichum commune					III–2		II–3	IV–3
Sphagnum russowii								II–4
S. girgensohnii								II–3
Cetraria islandica								II–1

Примечание. а — разнотравно-злаковые луга прирусловой поймы; б — ивняки разнотравно-злаковые прирусловой поймы; в — ивняки пурпурновейниково-осоково-сабельниковые; г — березняки травяные; д — березняки мелкотравно-зеленомошные; е — лиственничники мелкотравно-бруснично-зеленомошные; ж — елово-кедровые мелкотравно-зеленомошные леса; з — елово-кедровые багульниково-долгомошные леса. Встречаемость, %: I — 1–20; II — 21–40; III — 41–60; IV — 61–80; V — 81–100. Обилие, %: 1 — <1; 2 — 1–2.5; 3 — 2.6–10; 4 — 11–25; 5 — 26–50; 6 — >50.

ности, является переходная часть от прирусловья к центральной пойме. Это в основном среднепоемные и среднеаллювиальные местообитания с супесчаными и легкосуглинистыми слоистыми почвами, на которых уже формируется лесная подстилка и имеется гумусовый горизонт в виде отдельных пятен и затеков. Обычно эти участки имеют небольшой наклон к руслу реки или к центру меандра и хорошо дренированы. Здесь распространены березняки, постепенно переходящие в лиственничники в направлении к центральной пойме.

Березовые насаждения III класса бонитета, состоят из *Betula pendula* с примесью кедра, ели и лиственницы, с богатым подлеском и напочвенным покровом. По составу древостоя и напочвенному покрову выделяются две ассоциации — березняки травяные и березняки мелкотравно-зеленомошные. Первая ассоциация представлена чистыми березняками I—IV классов возраста, располагающимися ближе к руслу реки. В напочвенном покрове доминируют пойменно-луговые, пойменно-лесные виды и виды таежного высокотравья; моховой покров редкий, представлен гипновыми мхами. Вторая ассоциация представлена более зрелыми сообществами V—VII классов возраста, в древостоях которых уже обычна примесь хвойных пород. В напочвенном покрове доминируют зеленые мхи и таежное мелкотравье, а также пойменно-лесные виды.

За березняками следуют лиственничники разнотравно-бореальные, с редким кустарниковым ярусом, в напочвенном покрове которых, кроме таежного мелкотравья с брусникой и зеленых мхов, обычны среднетаежные травы: *Aconitum excelsum*, *Calamagrostis obtusata*, *Atragene sibirica*, *Glyceria lithuanica*, *Geranium albiflorum*. Это насаждения III класса бонитета, в возрасте 150 лет они дают запас древесины до 350 м^3/га.

Все рассмотренные выше сообщества смен лесного ряда относятся к аллювиафитной растительности. Даже зрелые березняки и лиственничники выносят периодическую слабую и среднюю аллювиальность.

Заключительная стадия лесного ряда смен растительности представлена еловокедровыми сообществами, которые можно объединить в три ассоциации — дернистоосоково-таволгово-разнотравную, мелкотравно-зеленомошную с вейником пурпурным и багульниково-долгомошную. Первая ассоциация занимает небольшие площади вдоль ручьев и действующих стариц на перегнойно-иловато-глеевых почвах. В древостое значительна примесь березы и пихты, кустарниковый ярус с доминированием *Duschekia fruticosa* хорошо выражен. В напочвенном покрове растут *Calamagrostis purpurea*, *Filipendula ulmaria*, *Carex cespitosa*, *Comarum palustre*, *Ranunculus repens* и гипновые мхи.

Мелкотравно-зеленомошная ассоциация (древостой III—IV классов бонитета) распространена на скрытоподзолистых зернистых суглинистых подбурах высокой центральной поймы. В органогенном горизонте содержится до 2 % гумуса и 1.3 % общего азота. Состав древостоя — 5К3Е2Б + Лц, П.[2] К возрасту 150 лет запас древесины доходит до 250 м^3/га. Часто пихта сибирская образует в древостое второй ярус высотой до 10—12 м, с сомкнутостью 0.3—0.4. В кустарниковом ярусе распространены *Rosa acicularis*, *Sorbus sibirica*, *Lonicera pallasii*, *Duschekia fruticosa*. В напочвенном покрове, кроме таежного мелкотравья (*Linnaea borealis*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Pyrola asarifolia*), брусники и типичных пойменно-лесных видов (*Veratrum lobelianum*, *Calamagrostis purpurea*, *Cacalia hastata*), присутствуют среднетаежные виды *Diplazium sibiricum*, *Gymnocarpium robertianum*, *G. dryopteris*, *Atragene sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Aconitum excelsum*, *A. villosum*, *Stellaria dichotoma*, *Glyceria lithuanica*; моховой покров несплошной, состоит из *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*.

На плохо дренированных участках высокой поймы с торфяно-подзолисто-глеевыми почвами формируются кедровники (V класса бонитета) багульниково-долгомошные. Состав древостоя — 9К1Б + Е, запас древесины — до 100 м^3/га. В кустарниковом ярусе растут единичные экземпляры *Sorbus sibirica*, *Salix lapponum*, *Rosa acicularis*. В напочвенном покрове обитают *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum nigrum*, *Carex globularis*, *Rubus arcticus*, *Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum commune*. Обе последние ассоциации относятся к аллювиофобной растительности поймы и расположены на весьма краткопоемных местообитаниях высокого экологического уровня. По занимаемой площади преобладают кедровники зеленомошной группы.

---

[2] Е — ель, Б — береза, К — сосна сибирская, Лц — лиственница, П — пихта, С — сосна обыкновенная.

В центральной пойме на местообитаниях среднего уровня со средней аллювиальностью на суглинистых и глинистых оглеенных почвах встречаются канареечниковые и пурпурновейниковые луга. На обследованной территории эти луга вторичного происхождения. Общее число видов — около 50, доминируют *Phalaris arundinacea*, *Carex vesicaria*, *C. acuta*, *Comarum palustre*, *Caltha palustris*. В травостоях обычны *Rorippa amphybia*, *Ranunculus repens*, *Galium palustre*, *Rumex gmelinii*. Продуктивность лугов — 30—40 ц сена с 1 га.

На «древних» голоценовых пойменных террасах, которые местами встречаются в среднем и нижнем течении рек Ратта и Поколька, распространены верховые болота с микстрофным питанием — атмосферными и грунтовыми водами, выклинивающимися у основания надпойменных террас. Древостой на болотах редкий, представлен *Pinus sylvestris*, *P. sibirica* и *Betula pubescens*. Кустарниковый ярус также редкий, состоит из *Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. myrtilloides*. Моховой покров сплошной, состоит из сфагновых мхов (*Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium* и др.), по микроповышениям распространены зеленые мхи и лишайники. В травяно-кустарниковом ярусе доминируют *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Comarum palustre* и *Menyanthes trifoliata*. Обычны *Eriophorum polystachion*, *Carex limosa*, *C. rariflora*, *Sheuchzeria palustris*.

Заключение

Южная граница подзоны северной тайги в восточном секторе Западной Сибири проходит по р. Вах (61-я параллель). Значительную часть бассейна р. Вах составляет южный макросклон Верхне-Тазовской возвышенности, перекрытый зандровой песчаной заболоченной равниной. Северный макросклон возвышенности сложен моренными отложениями, более разнообразными по гранулометрическому и минералогическому составу, чем зандровые пески. Кроме того, северный макросклон больше, чем южный, изрезан овражно-балочной и речной сетью. И хотя суммы эффективных температур в бассейне р. Вах на 100—200 °С выше, чем в верховьях р. Таз, флора речных пойм здесь значительно беднее видами таежного высокотравья и видами дренированных местообитаний.

Флористическое разнообразие пойменных комплексов сохраняется по р. Таз до пос. Толька, где река начинает течь в меридиональном направлении, и в правых ее притоках, текущих со Средне-Тазовской возвышенности. По флористическим критериям Верхне-Тазовский заповедник расположен весьма удачно, хотя, на наш взгляд, его территорию следовало бы расширить на восток по р. Таз до пос. Матылькы. Здесь пойма р. Таз еще не нарушена человеком.

В активной зоне поймы р. Вах и его северных притоков обычны сосняки зеленомошной группы. В поймах р. Таз и его левобережных притоков сосняки заменяются лиственничниками. В верховьях рек лиственничники могут занимать основные площади поймы. Но их нельзя рассматривать как заключительную стадию аллювиальных сукцессий, потому что в поймах в верховьях рек еще не формируются зрелые лесные почвы. По мере развития и усложнения меандров, снижения аллювиальности высоких местообитаний лиственничники сменяются елово-кедровыми лесами зеленомошной группы. Эти леса и составляют заключительную стадию сукцессий в развитых поймах. Фитоценозы елово-кедровых лесов имеют в своем составе пихту сибирскую, много южно- и среднетаежных видов лесного высокотравья, отличаются от зональных сообществ на плакорах большей продуктивностью и присутствием типичных пойменно-лесных видов. В пойме р. Таз севернее устья р. Часелька в насаждениях резко снижается участие кедра, увеличивается доля ели, березы и лиственницы, а также гипоарктических кустарников в напочвенном покрове (Титов и др., 1995).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев С. В., Седых В. Н. Пойма Оби на аэрокосмических снимках. Красноярск, 1984. 46 с.

Козлова А. Е., Лиханов Б. Н., Соболев Л. Н. Природные округа // Природные условия освоения Тазовского нефтегазоносного бассейна. М., 1972. С. 203—222.

Лапшина Е. И. Растительность бассейна р. Таз в верхнем течении // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1978. С. 47—69.

Природные условия освоения Тазовского нефтегазоносного бассейна. М., 1972. 230 с.

Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 251 с.

Титов Ю. В., Потокин А. Ф., Садекова И. Ф. Геоботаническое районирование поймы р. Таз // Сибирск. экол. журн. 1995. № 4. С. 38—46.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Санкт-Петербургская
лесотехническая академия
Верхне-Тазовский заповедник
Пос. Красноселькуп, Ямало-Ненецкий НО

Получено 25 IX 1995

SUMMARY

The geobotanical investigation of the flood plainnes of the Taz river and its left bank tributaries was conducted. The research was carried out during 1991—1992 in the area of northern macroslope of Verkhne-Taz upland. All genetical zones of flood plaines and terrace above flood plain were studied. The flood plain structure and habitat types are considered. An analysis of the vegetation shows the following forest range of alluvial successions: herb-grass meadows → herb-grass bruchwoods willow → herb-grass birch forests → herb-boreal larch woods → herb-moss spruce forests mixed with *Pinus sibirica*.

УДК 581.52

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

© С. С. Холод

ЭКОТОНЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ АРКТИЧЕСКОГО СКЛОНА ЧУКОТСКОГО НАГОРЬЯ

S. S. KHOLOD. ECOTONES IN THE VEGETATIONAL COVER OF THE ARCTIC SLOPE OF THE CHUKCHI MOUNTAIN

Описаны 3 типа экотонов (переходных зон) в растительном покрове арктического склона Чукотского нагорья — каемчато-спрямленные, каемчато-клиновидные, неясно-каемчатые. Экотоны приурочены к отчетливо выраженному ландшафтному рубежу — серии нагорно-нивационных террас, отделяющих денудационный склон от аккумулятивного. Каждый из 3 типов экотонов характеризуется: 1) рисунком, образованным элементами контактирующих друг с другом разностей растительности; 2) шириной каждой полосы внутри экотона (если полос 2 и более) и экотона в целом; 3) определенной степенью флористической и фитоценотической контрастности элементов, входящих в экотон. Будучи крупным рубежом между двумя разностями растительности, различающимися на уровне подтипов тундрового типа растительности, экотон испытывал смещения относительно своего современного топографического положения на протяии плейстоцен—голоценового времени. 3 описанных в работе типа экотонов рассматриваются как сменные модели переходных зон, каждая из которых преобладала в исследованном районе в разные плейстоцен—голоценового времени.

Экотон в данной работе будем рассматривать как топографическую пере- дную зону в области контакта двух разностей растительного покрова, характе- ующуюся перемешиванием в пространстве территориально выраженных фрагмен- этих разностей, имеющих неодинаковые ранг и степень ценотической связанности регации, семиагрегации, фитоценозы). В дальнейшем такие фрагменты будем ывать элементами растительного покрова. Синонимы понятия «экотон» в отече- енной геоботанической литературе — контактная зона (Ниценко, 1948), буферное бщество (Сочава, 1978), каемчатый тип границ (Быков, 1978), полосный тип ниц (Виноградов, 1978). Мы отличаем экотон как переходную зону между ндшафтами (парагенетически сопряженными ландшафтами; Коломыц, 1987), т. е. к географическую категорию, от экотона как переходной зоны между разностями стительности, т. е. как категории растительного покрова. Экотоны между собой зличаются по признаку ранга (уровня или размерности) и структуры (рисунка, разуемого взаимопроникающими в ареал друг друга элементами растительного крова). Остановимся на анализе экотонов растительного покрова межландшафтно- уровня и рассмотрим преимущественно особенности их структуры. Объект учения — растительный покров крупного ландшафтного рубежа на северном иокеаническом склоне Чукотского нагорья. Таким рубежом является серия нагор- -нивационных террас, отделяющих денудационные склоны с выходами кристалли- ского фундамента от аккумулятивных склонов, сложенных рыхлыми отложениями.

Исследование проведено нами в крайней северо-западной части Чукотского агорья в 15—20 км к востоку и юго-востоку от мыса Шелагский (в окрестностях олярной станции Валькаркай). В этом районе осевая часть отрога нагорья «ото- винута» в глубь материка на 12—15 км, последние горные складки «уходят» под ехол осадочных отложений в 3—4 км от берега моря; непосредственно к берегу оря подступает только несколько низких плосковершинных останцов. В результате того образуется довольно обширный, открытый к морю межгорный амфитеатр, оверхность которого представлена протяженными (3—5 км) делювиально-солифлюкционными и водно-ледниковыми склонами (шлейфами). Эти аккумулятивные склоны являются непосредственным нижним продолжением денудационных склонов, сложенных верхнетриасовыми песчаниками, алевролитами, глинистыми сланцами, туфоалевролитами.[1] В зоне контакта денудационного и аккумулятивного склонов формируется серия нагорных террас нивационно-тектонического происхождения. Количество таких террас варьирует от одной до трех-четырех, в ряде случаев прослеживается шесть-семь террасовых уровней, но выраженных не очень ясно морфологически. Высота уступа одной террасы варьирует от 5—7 до 18—20 м. Степень развития нивационной террасы и количество таких террас связаны с направлением господствующих в течение зимы ветров и их скоростями. Периодически возникающие в течение зимы южные ветры способствуют постоянному перевеванию снега и его переотложению на склонах северной и северо-восточной экспозиций. В результате этого на террасах возникают снежники (с максимальной мощностью 3—4 м), талые воды которых увлажняют в течение всего лета верхние части шлейфов.

Зона контакта денудационного и аккумулятивного склонов представляет собой географический экотон, ширина которого колеблется от 5—8 до 60—80 м. Этот географический экотон является и экотоном в растительном покрове, где перемешаны элементы растительного покрова вышележащих денудационных склонов и плоских вершин низких гряд (гольцов), с одной стороны, и растительного покрова нижележащих аккумулятивных склонов — с другой. Растительность денудационных склонов и гольцов представлена преимущественно лишайниково-травяно-кустарничковыми разреженными группировками, в которых преобладают *Dryas punctata*,[2] *Salix phlebophylla*, *Diapensia obovata*, *Bryocaulon divergens*, *Umbilicaria proboscidea*, *Sphaerophorus globosus*. Растительность аккумулятивных склонов, формирующаяся непосредственно ниже экотона, характеризуется преобладанием травяно-кустарничково-сфагновых и кустарничково-травяно-зеленомошных сообществ с доминированием *Sphagnum lenense*, *S. rubellum*, *S. balticum*,[3] *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Carex lugens*, *C. concolor*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion*, *Arctagrostis latifolia*, *Alopecurus alpinus*, *Salix polaris*. Растительность аккумулятивных склонов в целом характеризует подзону арктических тундр, формирующуюся в данном секторе Арктики на северном склоне Чукотского нагорья (Юрцев, 1973).

---

[1] Материалы фондов Чаунского государственного горно-геологического предприятия.

Исследованный нами экотон является зоной, разделяющей в пространстве ареалы двух крупных типологических категорий тундровой растительности, рассматриваемых в ряде работ в качестве подтипов тундрового типа растительности (Холод, 1986; Юрцев, 1991). Характерной фитоценотической особенностью растительности, формирующейся в целом гипсометрически выше рассматриваемого экотона, является преобладание агрегаций, семиагрегаций, самостоятельно существующих синузий кустарничков и лишайников. Характерными фитоценотическими особенностями растительности, формирующейся гипсометрически ниже экотона (кроме растительности на выходах кристаллического фундамента), являются преобладание сообществ и фрагментов сообществ, наличие ярусной структуры сообщества (низкие кустарники—кочкообразующие травы—мхи).

Основываясь на существующем в литературе опыте классификации границ и экотонов в растительном покрове (Ниценко, 1948; Быков, 1978; Виноградов, 1978; Мирзадинов, 1988), мы выделили 3 типа экотонов растительного покрова, формирующихся в зоне перехода денудационного склона в аккумулятивный. В основу типологии экотонов нами положен признак рисунка, образуемого контактирующими друг с другом разностями растительности как внутри экотона, так и на его внешних границах. В данном случае мы следуем С. Г. Шиятову (1985), разделяя собственно экотон и границы экотона. При этом мы различаем верхнюю и нижнюю его границы. Верхняя граница отделяет на местности экотон от разностей растительности, формирующихся на денудационных склонах и вершинах гольцов, а нижняя — от разностей растительности, формирующихся на шлейфах. В то же время мы полагаем, что эти внешние границы экотона не всегда могут быть отчетливо выражены. При выделении и обозначении каждого типа экотонов мы использовали уже имеющуюся терминологию, предложенную различными авторами при типологии границ и экотонов, но несколько ее видоизменили, исходя из особенностей конкретных экотонов исследованных склонов Чукотского нагорья.

Далее опишем 3 выделенных нами типа экотонов.

Тип I. Каемчато-спрямленный. Характерной особенностью этого тип является крайне узкая зона перехода от лишайниково-травяно-кустарничковой горно-гольцовой растительности к кустарничково-травяно-моховой растительност шлейфов. Ширина этой зоны или полосы обычно не превышает 5—8 м. Она тянетс вдоль края снежника и примыкает непосредственно к юмму (линии перегиб вышележащего склона к площадке террасы). Выше этой полосы, в той части террас где снежник имеет наибольшую мощность, растительность отсутствует, и тольк выше снежника часто на выходах кристаллического фундамента и мелких терраска появляются разреженные группировки горно-гольцовой растительности. В состав растительности экотона — виды нивального флористического комплекса и некот рых других экологических групп. Различаются 3 элемента пространственной дифференциации растительности. 1-й элемент (*а*) представлен плотной корочкой печеночных мхов (*Gymnomitrion concinnatum*, *Cephaloziella* sp.; покрытие 45 %)[4] с отдельными особями *Saxifraga hyperborea* (все на мелком сланцевом плитняке). По окраине печеночниковой корки часто встречаются мелкие дерновинки *Poa paucispicula* и *Arctagrostis latifolia*, а также особи *Ranunculus pygmaeus* и мелкие латки *Stereocaulon paschale*. 2-й элемент (*б*) представляет собой скопления подушек *Cetraria deliser* (15 %), обособляющихся также на сланцевом плитняке в узких углублениях. 3-й элемент (*в*) — плотные корки мха *Andreaea rupestris* (20 %) на сухом плитняке. Около 60 % плитняка в экотоне остается свободным от растительности.

---

[2] Названия сосудистых растений даны по работе С. К. Черепанова (1981), мохообразных — по сводк А. Л. Абрамовой с соавт. (1961) и Н. А. Константиновой с соавт. (1992), лишайников — по рабо И. И. Макаровой, А. Е. Катенина (1990).

[3] Сфагновые мхи определены Е. О. Кузьминой, печеночные мхи, а также некоторые виды ро *Dicranum* — Е. Н. Андреевой.

Распределение элементов покрова в этом типе экотонов носит неупорядоченный характер. Часто растительный покров не дифференцирован на элементы и представлен беспорядочно разбросанными в пространстве зоны фрагментами 2—3 синузий (чаще всего печеночников и лишайника *Stereocaulon paschale*). Далее по шлейфу обычно на расстоянии 5—8 м от юмма проходит резкая граница между вышеописанной растительностью и кустарничково-травяно-моховой растительностью верхней части шлейфа. Основу последней составляют мощные (25—30 см) сфагновые (*Sphagnum lenense*, *S. rubellum*, *S. balticum*) подушки, часто образующие сплошной покров, в котором утопают отдельные особи цветковых (*Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum*, *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*). Сфагновые сообщества не имеют резкой границы с сообществами травяно-зеленомошной тундры средней части шлейфа. Общее покрытие сфагновых мхов по направлению к средней части шлейфа постепенно уменьшается, сфагновый покров распадается на отдельные мелкие подушки, разбросанные среди кустарничково-травяно-зеленомошного ковра и ниже по шлейфу постепенно выпадающие из растительного покрова. Этот тип экотонов, таким образом, имеет две резкие границы — верхнюю и нижнюю, характер которых определяется довольно резким изменением в пространстве степени заснеженности части нагорной террасы, прилегающей к юмму. На нижней границе экотона, помимо уменьшения степени заснеженности, происходит усиление степени увлажненности субстрата. Постоянный подток талых вод в течение лета и выход на поверхность грунтовых вод способствуют появлению в большом обилии сфагновых мхов. Растительность собственно экотонной зоны, в которой преобладают элементы нивального флороценотического комплекса, резко отличается от растительности как вышележащего (денудационного), так и нижележащего (аккумулятивного) склонов. В целом такой тип экотонов по характеру рисунка, образуемого им на местности, близок к типу границ, обычно рассматриваемых как линейные. В данной работе мы рассматриваем такой тип экотонов как частный случай экотона типа II.

Тип II. Каемчато-клиновидный. Этот тип экотонов совмещает два типа границ, описанных в литературе, — каемчатый (полосы, неясно параллельные друг другу) и клиновидный. Последний близок описанному А. А. Ниценко (1948) мозаично-островному типу, но отличается от него конфигурацией элементов, вклинивающихся в ареал друг друга. Такими взаимно вклинивающимися разностями растительности являются фрагменты сообществ гольцов и шлейфов (рис. 1). Это взаимопроникновение происходит на нагорных террасах, в серии которых самая нижняя имеет ширину (вдоль по склону) 50—60 м. Элементы растительного покрова на этих террасах приурочены к формам микро- и нанорельефа, формирующимся под активным влиянием криотурбационных процессов. Экотон в растительности приурочен к экологической зоне, в которой влияние снежника ослабевает, но увлажнение остается довольно интенсивным. На эту часть террасы попадают виды, характерные как для гольцов, так и для шлейфов: это петрофильное разнотравье и лишайники, предпочитающие малоснежные экотопы, мезофильные тундровые травы и мезогигрофильные

---

[4] Здесь и далее указано покрытие одного или нескольких видов, отнесенное к площади описываемого элемента растительного покрова.

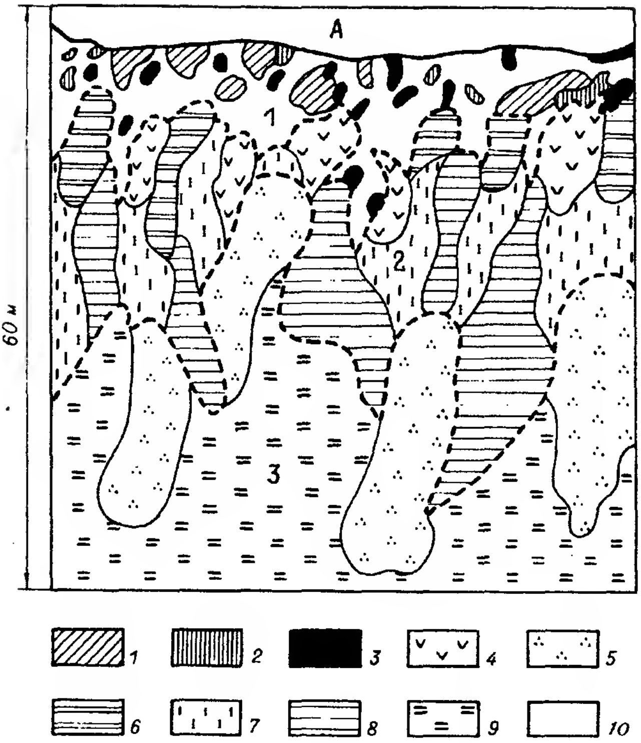


Рис. 1. Экотон каемчато-клиновидного типа.

Элементы растительного покрова прнюммовой полосы (1—3): *1* — семиагрегация Gymnomitrion concinnatum + Cephaloziella sp. + Saxifraga hyperborea + Ranunculus pygmaeus (*а*); *2* — агрегация Cetraria delisei (*б*); *3* — агрегация Andreaea rupestris (*в*); микро- и наноповышений (*4*, *5*): *4* — семиагрегации Racomitrium lanuginosum + Cladina rangiferina, Cassiope tetragona + Diapensia obovata, Diplophyllum taxifolium + Dicranum elongatum + Pohlia nutans; *5* — семиагрегации Dryas punctata + Salix phlebophylla, Cassiope tetragona + Diapensia obovata, Dicranum elongatum + Polytrichum hyperboreum; микро- и нанопонижений (*6*—*9*): *6* — агрегация Cetraria delisei + C. islandica + Drepanocladus uncinatus (*а*); *7* — семиагрегация Gymnomitrion concinnatum + Diplophyllum taxifolium + Dicranum elongatum + Polytrichum juniperinum + Salix polaris (*б*): *8* — фрагмент сообщества Blepharostoma trichophyllum + Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum + Ptilidium ciliare + Polytrichum hyperboreum—Salix polaris (*в*); *9* — фрагмент сообщества Sphagnum lenense + + S. rubellum—Carex lugens—Salix polaris; *10* — участки без растительности (внутри экотона). Жирной сплошной линией обозначена верхняя граница экотона, жирной прерывистой — границы полос внутри экотона, тонкой сплошной линией — границы элементов растительного покрова; I—3 — номера полос экотона; *А* — внеэкотонная растительность гольцов.

мхи, тяготеющие к суглинистым «субплакорам» со средней степенью заснеженности. На террасах происходит наноэкотопическое перераспределение этих групп видов, в результате которого гряды и бугорки заселяются преимущественно вариантами гольцовой растительности, ложбинки — вариантами растительности шлейфов. Соответственно изменению степени заснеженности, происходящему в направлении от юмма к внешнему краю террасы, происходит и изменение состава растительности, в первую очередь в ложбинках. Выделяются 3 полосы растительности вдоль градиента нивальности. 1-я полоса по флористическому составу и пространственной структуре элементов сходна с полосой, описанной в типе I. Во 2-й полосе выделяются 4 элемента покрова, приуроченных к ложбинкам и грядам. На грядах обособляются подушки *Racomitrium lanuginosum* (до 50 %), *Dicranum elongatum* (10 %) и латки лишайников (*Cladina rangiferina*, *Cladonia uncialis*, *Sphaerophorus globosus*; общее покрытие 15 %). Небольшие куртинки *Cassiope tetragona* (10 %) с мелкими плотными подушками *Diapensia obovata* (5 %) и ряд других цветковых (*Salix polaris*, *Arctagrostis latifolia*, *Claytonia acutifolia*, *Minuartia macrocarpa*) заполняют промежутки между моховыми подушками. В разных ложбинках намечаются 3 элемента растительного покрова: *а*) плотные подушки *Cetraria delisei* (50 %) с мелкими латками *C. islandica* (5 %) и мелкими дерновинками *Drepanocladus uncinatus* (3 %); *б*) корковые моховые покровы, в которых ведущую роль играют печеночники *Gymnomitrion concinnatum*, *Diplophyllum taxifolium* (в сумме 25 %) с мелкими дерновинками *Dicranum elongatum* и *Polytrichum juniperinum* (10 %); сквозь такую корку пробиваются побеги *Salix polaris* (20 %), а вплотную к ней примыкают отдельные мелкие кочки *Carex lugens*; *в*) моховые ковры, в которых поверхность дерновинок печеночников (*Blepharostoma trichophyllum* — 20, *Ptilidium ciliare* — 10 %) и зеленых мхов (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* — 15 %, *Aulacomnium turgidum* — 15, *Polytrichum hyperboreum* — 10, *Drepanocladus uncinatus* — 10 %) усеяна побегами и листьями *Salix polaris* (15 %).

В 3-й полосе выделяются 2 элемента, резко различающихся по флористическим и фитоценотическим параметрам. В ложбинках, довольно широких (50—80 см) и иногда резко расширяющихся вниз по пологому склону к верхней части шлейфа, а на самой террасе принимающих форму клина, господствует покров сфагновых мхов: *Sphagnum lenense* (50 %), *S. balticum*, *S. rubellum*, *S. warnstorfii* (по 10 % каждого вида). В сфагновом покрове скрыты мелкие кочки *Carex lugens* (15 %), а поверхность сфагновой подушки пронизана побегами *Salix polaris* (10 %). Между этими ложбинками заключены мелкокаменисто-щебневатые плоские сухие бугорки. Основу растительности бугорков составляют шпалеры *Dryas punctata* (15 %) и *Salix phlebophylla* (15 %), к ним вплотную примыкают крупные подушки *Diapensia obovata* (5 %) и куртинки *Cassiope tetragona* (5 %). Иногда к этим подушкам и куртинкам примешивается *Ledum decumbens*, а место отмирающих подушек *Diapensia obovata* занимают мелкие плотные подушки *Dicranum elongatum* и *Polytrichum hyperboreum* (в сумме 15 %). Выявляется некоторая структурированность покрова внутри этих элементов: например, *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla* образуют бордюр по периферии бугорков; ближе к центральной, чуть пониженной части бугорка преобладают куртинки *Cassiope tetragona* и подушки мхов. Между 2 указанными элементами растительного покрова бугорков и ложбинок отмечаются наиболее резкие границы из всех описанных нами на исследованных экотонах. Эти границы чаще всего совпадают с геоморфологическим рубежом — небольшим уступом, отделяющим плосковерхую гряду от ложбинки. Однако иногда наблюдается «вторжение» корневищ и плетей ивки *Salix phlebophylla* в зону моховых ложбинок, а иногда — оттеснение мхов из части ложбинок (шпалерами ивки или дриады); в таких случаях границы между элементами растительного покрова ложбинок и бугорков становятся неясными, расплывчатыми и приобретают диффузный характер (прямое окраинное уклонение (по: Ниценко, 1948), являющееся в данном случае следствием высокой вегетативной подвижности *Salix phlebophylla*). В отличие от резких границ между элементами внутри 3-й полосы внешняя граница этой полосы, совпадающая с нижней границей экотона, расплывчатая; она часто «отодвинута» вниз по шлейфу и поэтому на приведенном рис. 1 не отражена.

Вышеописанные элементы 3-й полосы, так же как и 2-й полосы, часто находятся на разном расстоянии от юмма. Часто сфагновые «клинья» нарушают относительно правильный рисунок чередования элементов 2-й полосы и вклиниваются в пространство 1-й полосы. Ивково-дриадовые шпалеры по сухим щебнистым бугоркам могут доходить до юмма, а в других случаях — ниспадать широкими языками по верхнему шлейфу. В результате этого с трудом выделяется собственно 3-я полоса экотона, характерной особенностью которой является чередование 2 элементов растительного покрова. Такие нарушения относительно правильного геометрического рисунка распределения элементов внутри 1 полосы и полос внутри экотона зависят от варьирования в пространстве значений фактора нивальности и связанной с ним увлажненности: там, где снежник более мощный и соответственно интенсивнее и продолжительнее увлажнение, больше вероятность продвижения сфагновых ковров непосредственно к юмму, и наоборот, при небольшом и быстро стаивающем снежнике (не дающем пластового водотока по поверхности террасы) преобладание по занимаемой площади получают варианты гольцовой растительности с доминированием *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla*.

Для этого типа экотонов характерна структурированность растительного покрова, которая проявляется на трех уровнях. Первый, низовой, уровень связан с пространственным упорядочением популяций видов в пределах одной микро- или наноразности рельефа. Второй уровень — это пространственное сопряжение элементов растительного покрова внутри полос; третий уровень — последовательность самих полос от юмма до бровки террасы. Первый уровень можно рассматривать как проявление мозаичности растительного покрова, в формировании которой наряду с абиотическими факторами (различая степень заснеженности—обдуваемости наноэнтопиев) существенное значение имеют биотические факторы (вегетативная подвижность видов). Второй уровень мы рассматриваем как проявление надценотической неоднородности: а) как несопряженную комбинацию фитоценозов и фрагментов фитоценозов в 3-й полосе, в которой топографически прилегают друг к другу элементы покрова, сукцессионно и генетически не взаимосвязанные; б) как динамическую серию во 2-й полосе, в которой прилегают друг к другу элементы покрова, представляющие собой различные звенья сукцессионного ряда, однако с неясно выраженным ритмом пространственного чередования элементов. Третий уровень структурированности, образованный последовательностью полос экотона, мы рассматриваем как следующие друг за другом в пространстве два экологических ряда (или их фрагменты): экологический ряд по убыванию фактора нивальности (1-я полоса → 2-я полоса) и экологический ряд по возрастанию фактора увлажненности (2-я полоса → 3-я полоса). Эти два ряда можно рассматривать как фрагменты хионогенной и гелогенной катен (Катенин, 1991), следующих друг за другом по площадке нагорной террасы.

Тип III. Неясно-каемчатый. Этот тип экотонов характеризуется наибольшей растянутостью в пространстве (до 180 м). Формируются такие экотоны обычно на протяженной нагорной террасе, тянущейся от невысокого уступа с рано стаивающим снежником и постепенно переходящей в верхнюю часть аккумулятивных шлейфов. Именно факторы раннего схода снега и малой мощности снежника косвенно влияют на растянутость переходной полосы в пространстве; на постепенность смен разностей растительности в пространстве, на геометрически не упорядоченный характер пространственного сочетания этих разностей. Кроме того, эти же факторы влияют на флористические и фитоценотические особенности растительности экотона — большую роль гольцового комплекса видов, отсутствие сфагновых ковров и замещение их на нижней границе экотона травяно-зеленомошными тундрами. В направлении от юмма нижней нагорной террасы к верхней части шлейфа нами выявлены 4 полосы (разности растительного покрова с постепенными границами между каждой полосой). Они выделены условно по наиболее устойчивому (в пространстве) флористическому составу и фитоценотическому строению в «ядрах» этих полос и при слабом различении на местности границ между этими полосами (рис. 2).

Растительность 1-й полосы, непосредственно примыкающей к юмму (20—25 м), формируется на буграх-полигонах, сложенных мелкобитым сланцевым плитняком, в центре которых обособляется щебнистая площадка. На поверхности полигонов господствуют накипные лишайники, часто образующие плотную корку (с покрытием до 15 %), а также виды кустистых лишайников *Sphaerophorus globosus*, *Cladonia uncialis*, *Cetraria islandica* (в сумме 15 %). С суммарным покрытием 15 % представлены агрегации цветковых (*Saxifraga funstonii*, *Minuartia macrocarpa*, *Poa malacantha*, *Potentilla elegans*). В ложбинках между полигонами, иногда более широких, чем сами полигоны, на сланцевой плитке, перевернутой на «ребро», изредка в виде небольших подушек произрастает *Racomitrium lanuginosum* (5 %).

Геоморфологическая основа 2-й полосы — плосковерхие бугры-полигоны диаметром 2.0—2.5 м. Площадка и бортик-бордюр полигонов активно осваиваются видами *Dryas punctata* (10 %) и *Salix phlebophylla* (5 %), на самой площадке

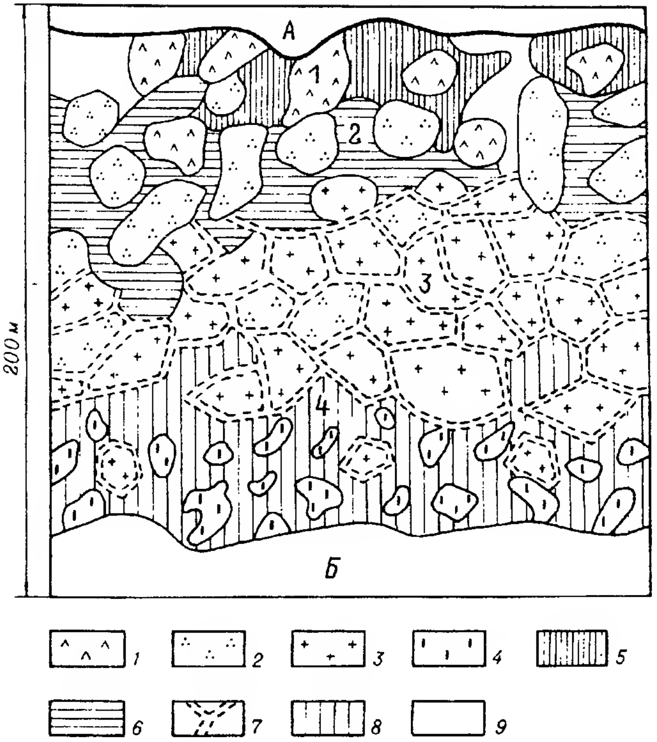


Рис. 2. Экотон неясно-каемчатого типа.

Элементы растительного покрова микро- и нанаповышений, пятен (1—4): *1* — агрегация Ochrolechia frigida + Sphaerophorus globosus + Cladonia uncialis + Saxifraga funstonii; *2* — агрегация Umbilicaria proboscidea + Bryocaulon divergens + Oxytropis czukotica + Minuartia macrocarpa, семиагрегация Dryas punctata + Salix phlebophylla; *3* агрегация Bryocaulon divergens + + Pseudephebe pubescens + Melanelia stygia; *4* — агрегация Minuartia macrocarpa + Oxytropis czukotica + Luzula confusa + + Poa malacantha; микро- и нанопонижений, трещинок (*5—8*): *5* — агрегация Racomitrium lanuginosum; *6* — семиагрегации Dicranum elongatum + Aulacomnium turgidum + Polytrichum strictum + Dryas punctata + Salix phlebophylla + Alectoria ochroleuca; *7* — агрегации Dicranum elongatum + Polytrichum strictum, Salix phlebophylla; *8* — сообщество Hylocomium splendens var. alaskanum + Dicranum elongatum + Lophozia sp.—Carex lugens—Salix phlebophylla; *9* — участки без растительности (внутри экотона). Жирной сплошной линией обозначена верхняя граница экотона, тонкой — условная нижняя граница экотона, а также границы элементов растительного покрова (кроме 3-й полосы), двойной пунктирной — семиагрегации элемента *7* и одновременно границы этого элемента; 1—4 — номера полос экотона; *А*, *Б* — внеэкотонная растительность; *А* — гольцов, *Б* — шлейфов. Размеры элементов растительного покрова на рисунке увеличены относительно ширины полос и экотона в целом.

представлены подушковидные особи *Oxytropis czukotica*, *Minuartia macrocarpa* и *Saxifraga funstonii* (в сумме 10 %). В ложбинках между полигонами обычны подушки *Racomitrium lanuginosum* (5 %) с мелкими дерновинками *Dicranum elongatum* (в наиболее глубоких ложбинках) или рыхловатые дерновинки *Aulacomnium turgidum* и подушки *Polytrichum strictum* (в сумме 15 %) с лишайниками (*Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Thamnolia vermicularis* — всего 15 %).

На расстоянии 80—90 м от юмма пропадает хорошо выраженная дифференциация в микрорельефе на бугры и ложбинки, и ее заменяет полоса (3-я) слабовыпуклых щебневатых пятен-полигонов, разделенных узкими трещинками в грунте. Для этой полосы характерны рассеянно-диффузное распространение шпалер *Salix phlebophylla* (5 %) преимущественно по трещинкам между полигонами и отдельные шпалеры дриады (10 %), разбросанные по щебню, мелкие латки лишайников (*Bryocaulon divergens*, *Pseudephebe pubescens*, *Melanelia stygia* — в сумме 15 %) на выходах сланцевой плитки. К углублениям приурочены небольшие дерновинки *Dicranum* *elongatum* и *Polytrichum strictum* (до 12 %). В целом эта полоса характеризуется наименьшей степенью пространственной упорядоченности растительного покрова в пределах этого типа экотонов.

В 120—140 м от юмма вновь усиливается структурированность покрова, выражающаяся в формировании пятнистых тундр (4-я полоса). Суглинисто-мелкощебнистые пятна диаметром 1.5—2.0 м разделены кустарничково-моховыми перемычками, сложенными в основном мелкими подушками *Dicranum elongatum*, *D. congestum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (покрытие зеленых мхов 60 % от площади дернины) и корочками *Lophozia* sp. (20 %). Моховую дерновину во многих местах пронизывают побеги *Salix phlebophylla* (15 %), а над поверхностью ее выдаются редкие кочки *Carex lugens* (10 %). Поверхность пятен осваивают подушки *Oxytropis czukotica*, *Minuartia macrocarpa*, мелкие дернинки *Luzula confusa* и *Poa malacantha* (в сумме 10 % от площади пятна).

Еще дальше — на расстоянии 160—180 м от юмма — происходит постепенный переход этой полосы в растительность, господствующую на покатой седловине и на верхней части шлейфа, — ивково-осоково-моховую (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Carex lugens*, *Salix polaris*) мелкопятнистую тундру (этот переход показан на рис. 2 тонкой линией).

Таким образом, структурированность растительного покрова этого типа экотонов состоит из трех уровней. Первый уровень — мозаичный покров (внутриценотический уровень), образуемый популяциями кустарничков (*Salix phlebophylla*, *Dryas punctata*) и лишайников (*Bryocaulon divergens*, *Pseudephebe pubescens*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*). Здесь, так же как и в типе II, мозаичность частично связана с такими биологическими свойствами растений, как их вегетативная подвижность, способность разрастания клонов. В основе второго уровня лежат единицы надценотической неоднородности — комплексы, сформированные фрагментами сообществ (в депрессиях) и агрегациями растений (на повышениях). Такая комплексность отчетливо прослеживается в 1-й, 2-й и 4-й полосах. Растительный покров 3-й полосы мы рассматриваем как семиагрегацию (совокупность отдельно растущих особей и небольших групп совместно произрастающих растений). Третий уровень структурированности — совокупность полос, которую можно рассматривать как экологический поясный ряд по фактору уменьшения щебнистости субстрата (последовательность полос 1 → 2 → 3 → 4).

Отметим, что именно в рассматриваемых экотонах достигается наибольшая глубина структурного расчленения растительного покрова (три уровня) по сравнению с растительным покровом шлейфов. На прилегающих к экотонам шлейфах и горных склонах выделяются, как правило, уровень неоднородности, связанный с внутриценотической мозаичностью растительности, и реже — первый уровень надценотической неоднородности, т. е. два структурных уровня. Трехуровневая структурированность растительного покрова в экотонах связана с наибольшей активностью геолого-геоморфологических процессов в этой узловой точке склона, что выражается в интенсивном сносе сюда обломочного материала с денудационного склона, выносе вниз более тонкой фракции и интенсивной морозной переработке обломочного материала на террасе. Вследствие этих процессов происходит также частое чередование на террасах энтопиев с контрастными экологическими режимами и соответственно с различными экологическими группами видов (гигрофиты, мезофиты, петрофиты) и различными биоморфами (сфагновые и зеленые мхи, последние плотноподушечные и рыхлоковровые (Мазинг, 1982), корковые, листоватые и кустистые лишайники, кочкообразующие и подушковидные травы), в целом достаточно хорошо обособленных по элементам микро- и нанорельефа.

Для некоторых элементов экотонов характерно смешение видов с разными (а иногда с диаметрально противоположными) экологическими свойствами. Такие виды обычно при выходе на шлейфы или горные склоны формируют различные типы сообществ или становятся доминирующими видами в агрегациях или семиагрегациях. Характерным примером такого смешения является частое захождение на нагорных террасах мелких кочек *Carex lugens* в сфагновые ковры, чего не наблюдается в области средней части шлейфа, где сфагновые подушки и кочкарник всегда пространственно обособлены. Нами описаны сообщества экотона, где в одну довольно мощную сфагновую «дернину» из *Sphagnum lenense* погружены побеги *Dryas punctata* и *Ledum decumbens*, а рядом возвышаются над поверхностью дернины стебли *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*. Первые 2 из этих видов вне экотонов предпочитают щебнистые субстраты гольцов, а *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum* обычно приурочен к нивальным лужайкам с мелкими пластовыми водотоками, чаще всего без мхов. Такое смешение в экотонах видов, обладающих различной экологической спецификой, определяется экологической гетерогенностью местообитаний и частой сменой в пространстве значений экологических режимов. На небольших участках экотона одновременно резко возрастают или изменяются на диаметрально противоположные амплитуды нескольких экологических факторов (нивальности, увлажненности и литологических свойств субстрата), благоприятных для поселения той или иной группы растений. Гипсометрически ниже или выше экотона значения этих факторов в пространстве изменяются более плавно, что определяет преобладание одной разности растительности на участках протяженностью от нескольких десятков до первых сотен метров.

В результате диффузного перемешивания в экотонах популяций видов с различной экологической спецификой формируются сообщества и фрагменты сообществ, являющиеся типологическими экотонами. Яркий пример такого экотона — фрагмент сообщества Dicranum elongatum + D. angustum + Hylocomium splendens var. alaskanum—Carex lugens—Salix phlebophylla, формирующийся в 4-й полосе экотона неясно-каемчатого типа. Гольцовый вид *Salix phlebophylla* в этом сообществе при наличии большого количества мелкой сланцевой плитки успешно конкурирует с ивкой *Salix polaris*, являющейся характерным компонентом травяно-моховых тундр подгорных шлейфов, и почти полностью вытесняет ее. Но уже несколько ниже 4-й полосы (рис. 2, зона *Б*), на верхнем шлейфе, где начинают преобладать суглинистые разности грунта, *Salix phlebophylla* полностью выпадает из покрова, ее место занимает *Salix polaris*, и сообщество приобретает свой типичный облик, характерный для большей части подгорных шлейфов.[5]/

Вопрос об экотоне в западной экологической литературе традиционно связывается с представлением о климаксовой растительности (Carpenter, 1956) и о географическом смещении зон растительности под влиянием климатических трендов (Dansereau, 1957). Динамическую трактовку экотона предлагали и отечественные исследователи (Ниценко, 1948; Быков, 1978). Используя воззрения этих авторов, нам представляется возможным дать эволюционно-динамическую интерпретацию выделенных типов экотонов исследованного района. В основу предлагаемой гипотезы нами положены наблюдения за динамическим соотношением растительности гольцов и шлейфов в зоне нагорных террас и представления ряда отечественных авторов относительно проблемы формирования тундровых флоры и растительности.

Описываемые нами экотоны растительного покрова отражают направление и интенсивность нескольких физико-географических процессов: общего характера снегонакопления, направления господствующих в зимнее время ветров, нивации, а следовательно, денудации и отступания склонов (Боч, 1946).

Наблюдаемый в настоящее время активный процесс нивационной планации, влекущий за собой постепенное отступание нивационного уступа террасы в глубь горной страны, приводит к увеличению площади нагорной террасы (непосредственно контактирующей со шлейфом), поверхность которой сложена мелкообломочным и мелкоземистым материалом. Постепенное увлажнение поверхности террас в течение лета талыми водами способствует быстрому разрушению плитняка до стадии мелкозема, что является основным условием освоения этого субстрата травяно-кустарничково-моховой растительностью. В настоящее время происходит постоянное перераспределение площадей, занятых соответственно лишайниково-травяно-кустарничковой растительностью гольцов и кустарничково-травяно-моховой растительностью шлейфов; последняя постепенно увеличивает свои площади, осваивая свежие мелкоземистые наносы в тыловой части нижней нагорной террасы и тем самым как бы наступает на позиции гольцовой растительности, следуя за «отходящим» нивационным уступом этой террасы.

---

[5] Собственно вопрос о типологическом экотоне в данной работе не рассматривается, поскольку он является предметом отдельного исследования.

Процесс увеличения площадей нагорных террас в ходе денудации склонов и сопутствующего этому увеличения в растительном покрове площадей, занимаемых кустарничково-травяно-моховыми тундрами, протекал, по всей видимости, в течение всего голоценового времени. Это определило постоянные топографические смещения экотона, который являлся крупным флорогенетическим рубежом, разделявшим в плейстоцене и голоцене ареалы формирования арктоальпийской флоры и растительности, с одной стороны, и флоры и растительности, вобравшей в себя комплекс арктических, бореальных видов и видов-дериватов аркто-третичного времени (Сочава, 1944; Толмачев, Юрцев, 1970), — с другой. Не вдаваясь в детальное рассмотрение этой флорогенетической проблемы, отметим, что для интересующего нас вопроса наиболее существенна возможная разновременность становления арктоальпийской, гольцовой флоры и растительности и флоры и растительности внегорных территорий, в основе которой лежат травяно-моховые формации. Согласно представлениям вышеупомянутых авторов, арктоальпийский комплекс видов мог активно распространяться на равнинные территории в эпоху плейстоценовых похолоданий, когда еще не сформировалась растительность равнинных тундр, и таким образом значительно расширять свой ареал, выходя далеко за пределы горных поднятий. В межледниковые эпохи и в послеледниковье, по-видимому, происходил противоположный вышеописанному процесс: бореальная флора активно теснила арктоальпийские виды на равнинах, в результате чего растительность, сложенная комплексом этих видов, вновь «замыкалась» ареалом гольцовых высокогорий. Следовательно, можно предположить, что в течение плейстоцена и голоцена происходило постоянное смещение топографического положения зоны контакта этих двух крупных генетических комплексов тундровой флоры. Узловой ландшафтной точкой, относительно которой происходило это смещение, и являлась зона контакта денудационного и аккумулятивного склонов в горных областях северо-востока Азии, и в частности на арктическом склоне Чукотского нагорья. Эта зона представляла собой арену постоянного перемешивания и борьбы генетически различных групп видов, где в зависимости от климатического тренда геологической эпохи получала преобладание то одна, то другая группа видов.

Описанные нами различные типы экотонов могут служить моделью организации растительного покрова контактных зон между наиболее таксономически крупными разностями тундровой растительности изученной нами территории в разные геологические эпохи. Можно констатировать, что типы I и II соответствуют довольно интенсивно протекающему процессу нивации. По всей видимости, именно экотоны такого типа (узкие, с резким изменением характера растительности на небольших участках пространства) были характерны для более влажных и теплых фаз голоцена (в частности, фазы термического максимума). Тогда на равнинах северной Евразии происходило интенсивное продвижение лесной и кустарниковой растительности на север, вызвавшее сдвиг к северу всех подзон тундровой зоны. На арктическом побережье Чукотки арктические тундры сменялись южными тундрами (Тихомиров, 1962). На рассматриваемой нами территории относительное потепление при повышении нормы осадков могло вызвать еще более интенсивный процесс нивации, чем в настоящее время. Это должно было вызвать переувлажнение шлейфов и, как следствие, расширение территорий, занятых сфагновыми покровами. Ширина экотонной зоны могла еще более сужаться (по сравнению с современной), на поверхности нагорных террас ослабевали процессы криотурбаций и сфагновые мхи осваивали здесь большую часть микро- и наноэнтопиев (в том числе гряд, бугорков и других микро- и нанповышений). Процесс наступания кустарничково-травяно-моховой растительности мог протекать тогда еще более интенсивно, чем в современную эпоху, вследствие более интенсивного нивационного террасообразования.

В криоаридные эпохи плейстоцена, если исходить из предложенной нами гипотезы, должен был происходить противоположный вышеописанному процесс — расширение экотонной зоны в растительности. Аналогом экотонов, формировавшихся в то время, можно считать тип III. В ледниковые эпохи с сухим и холодным климатом в растительном покрове преобладали виды гольцовой флоры, которые спускались на равнины и формировали различные сообщества (в силу обедненности и несформированности флоры равнин (Толмачев, Юрцев, 1970)). Безусловно, в условиях более сухого климата того времени резко сокращались площади, занятые сфагновыми мхами. В формировании микрорельефа нагорных террас преобладали криотурбационные процессы, приводившие к образованию бугорков, гряд и ложбин. По-видимому, все элементы такого микро- и нанорельефа осваивались арктоальпийскими видами. Последние вытесняли из отрицательных элементов микро- и нанорельефа травяные и моховые синузии или формировали вместе с ними сообщества (аналог такой ситуации — 4-я полоса экотона неясно-каемчатого типа). Геоморфологический рубеж, к которому приурочен экотон растительности, — нагорные террасы — был выражен менее ярко, чем в настоящее время; нижняя граница экотона «отходила» от этого рубежа вниз по террасо-шлейфам на 200—300 м.

Ряд параметров, наблюдаемых в настоящее время в экотонах исследованного района (рисунок, образованный элементами контактирующих разностей растительного покрова, число и ширина переходных полос, степень флористической и фитоценотической контрастности элементов, контактирующих в экотонах), позволяет сделать вывод, что большинство современных экотонов арктического склона Чукотского нагорья, формирующихся в зоне контакта денудационного и аккумулятивного склонов, соответствует каемчато-клиновидному типу (тип II). К такому выводу нас приводят наиболее часто наблюдаемая на нагорно-нивационных террасах суженность отдельных полос экотонной зоны до 3—7 м и общее «сжатие» всего экотона до 25—40 м, рисунок клиньев или вытянутых «языков», образуемый элементами растительного покрова, направленными навстречу друг другу, высокая степень флористической и фитоценотической контрастности контактирующих в экотонах элементов. Преобладание такого типа экотонов свидетельствует о довольно интенсивно протекающем в современной растительности арктического склона Чукотского нагорья процессе усиления позиций кустарничково-травяно-моховой растительности при постепенном уменьшении площадей, занятых лишайниково-травяно-кустарничковой растительностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., 1961. 714 с.

Боч С. Г. Снежники и снежная эрозия в северных частях Урала // Изв. ВГО. 1946. Т. 78. Вып. 2. С. 207—222.

Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата, 1978. 288 с.

Виноградов Б. В. Геоботанические границы по дистанционным данным // Геоботаническое картографирование 1978. Л., 1978. С. 22—33.

Катенин А. Е. Структура растительного покрова уступа равнины к речной долине на Чукотском полуострове // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1056—1068.

Коломыц Э. Г. Ландшафтные исследования в переходных зонах. М., 1987. 200 с.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Бриол. журн. (Arctoa). 1992. Т. 1 (1-2). С. 87—127.

Мазинг В. В. Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. 1982. Вып. 590. С. 3—21.

Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники межгорной равнины и низкогорий в среднем течении реки Амгуэмы на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 159—169.

Мирзадинов Р. А. Современное представление об экотонах и их роль в изучении пустынь // Проблемы освоения пустынь. 1988. № 3. С. 3—11.

Ниценко А. А. К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 5. С. 487—495.

Сочава В. Б. О происхождении флоры северных полярных стран // Природа. 1944. № 4. С. 45—55.

Сочава В. Б. Рубежи на геоботанических картах и буферные растительные сообщества // Геоботаническое картографирование 1978. Л., 1978. С. 3—11.

Тихомиров Б. А. Основные этапы развития растительности севера СССР в связи с климатическими колебаниями и деятельностью человека // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67. Вып. 1. С. 34—58.

Толмачев А. И., Юрцев Б. А. История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С. 87—100.

Холод С. С. Структура растительного покрова и ее отражение на геоботанических картах (на примере тундр Западной Чукотки): Автореф. дис. ... канд. биол наук. Л., 1986. 19 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шиятов С. Г. Понятие о верхней границе леса // Растительный мир Урала и его антропогенные изменения. Свердловск, 1985. С. 32—58.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964.

Юрцев Б. А. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 30—41.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122. Вып. 6. С. 74—83.

Carpenter J. R. An ecological glossary. N. Y., 1956. 306 p.

Dansereau P. Biogeography. An ecological perspective. N. Y., 1957. 394 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 IV 1995

SUMMARY

Three types of ecotones in vegetational cover of the arctic slope of the Chukchi mountain are described: striped-straightforward, striped-wedge-shaped, indistinct-striped. These ecotones are confined to the distinct landscape boundary — series of goletz-nivation terraces, which separates the two kinds of slope, denudative and accumulative regions. Each type of ecotones is characterized by: 1) morphological structure; 2) the width of each stripe within ecotone (if we have two or more stripes) and the width of the ecotone as a whole; 3) concrete degree of floristical and phytocoenotic distinction of elements of ecotones. Being an essential boundary between two subtypes of the tundra vegetation in region, ecotone has changed its position during Pleistocene and Holocene. Each of three types of ecotones may be considered as a model of pleistocene-holocene situation in the vegetational cover in the arctic slope of the Chukchi mountain.

УДК 581.19 : 582.734 : 582.736 Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

© В. Е. Васьковский, П. Г. Горовой

ФЕРМЕНТ ФОСФОЛИПАЗА D В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВ *ROSACEAE* И *FABACEAE*[1]

V. E. VASKOVSKY, P. G. GOROVOY. THE ENZYME PHOSPHOLIPASE D IN THE *ROSACEAE* AND *FABACEAE* LEAVES

Исследована активность фосфолипазы D как трансферазы в листьях 22 видов растений сем. *Rosaceae* и 12 видов сем. *Fabaceae*. Показано, что активность не зависит от жизненной формы растений. У всех исследованных представителей *Rosaceae* обнаружена низкая активность фермента, а у *Fabaceae* — высокая. Описанный метод определения активности фосфолипазы D доступен любой биохимической или ботанической лаборатории, ведущей хемотаксономические исследования.

Фосфолипаза D была обнаружена впервые в цветковых растениях (Hanahan, Chaikoff, 1947) и до конца 70-х годов изучалась в основном как фермент этой группы организмов (Quarles, Dawson, 1969; Vaskovsky et al., 1972; Heller, 1978). Однако в последние годы появились сотни работ, посвященных изучению этого фермента в тканях животных. Интерес исследователей связан в первую очередь с выявлением роли фосфолипазы D в передаче биологических сигналов в этих биологических объектах (Shukla, Halenda, 1991; Billah, 1993). Эти сведения о важных функциях фермента в процессах жизнедеятельности, несомненно, свидетельствуют об актуальности нового этапа в изучении фосфолипазы D растений.

Одна из основных задач дальнейшего исследования фосфолипазы D растений — выяснение общих закономерностей ее распределения в различных таксонах. Такие исследования позволят получить ценную информацию для выяснения физиологической роли ферментов, выбрать удобные модели для биохимических и физиологических работ.

Фосфолипаза D может действовать как гидролаза на фосфатидилхолин и другие глицерофосфолипиды, расщепляя их на фосфатидную кислоту и основание, или как трансфераза, образующая новый фосфолипид и высвобождающая основание, если в инкубационной среде присутствует один из низших спиртов (Dawson, 1967; Yang et al., 1967). Сведения о распространении фосфолипазы D в природе, имеющиеся в литературе, базируются в основном на результатах тестирования гидролазной активности (Quarles, Dawson, 1969; Vaskovsky et al., 1972; Heller, 1978). Хотя показано, что гидролазной и трансферазной активностью обладают одни и те же ферменты (Dawson, 1967; Yang et al., 1967; Рахимов и др., 1989), соотношение активностей у различных фосфолипаз D может значительно изменяться (Рахимов и др., 1989). Обычно методики определения трансферазной активности более чувствительны, часто позволяют выявить присутствие фермента в биологических объектах, где он не найден как гидролаза. Так, мы обнаружили фосфолипазу D как трансферазу в ряде растений (Vaskovsky, Khotimchenko, 1983), в которых ранее не находили ее, тестируя как гидролазу (Vaskovsky et al., 1972). К этому можно добавить, что процедура определения трансферазной активности проще, чем гидролазной. Не случайно, что бóльшая часть работ о фосфолипазе D, выполненных в последние годы, основана на анализе именно трансферазной активности.

Ранее мы исследовали распределение фосфолипазы D как гидролазы в дальневосточных растениях, проанализировав виды почти из 50 различных семейств, и установили, что, несмотря на определенную связь активности фермента с таксономическим положением изученных видов, наблюдались заметные вариации в пределах одних и тех же семейств (Vaskovsky et al., 1972; Васьковский и др., 1973). В настоящей работе была предпринята попытка выяснить влияние различных факторов на распределение активности фосфолипазы D как трансферазы в пределах одного семейства.

---

[1] Работа является частью исследований (проект № 94-04-13583), финансируемых Российским фондом фундаментальных исследований.

Для решения этой задачи мы выбрали семейства *Rosaceae* и *Fabaceae*. Они являются одними из самых богатых по числу родов и видов как во флоре Дальнего Востока (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966), так и во всей флоре России (Черепанов, 1981), а также представлены различными жизненными формами — от однолетних трав до деревьев. Кроме того, в ходе предварительного исследования распределения фермента в растениях из разных семейств у первых проанализированных видов *Rosaceae* наблюдалась низкая, а у видов *Fabaceae* высокая активность фосфолипазы D как трансферазы.

Цель настоящей работы — определение вариабельности активности фосфолипазы D как трансферазы в пределах одного семейства на примере изучения листьев растений семейств *Rosaceae* и *Fabaceae*.

Материал и методика

Как было показано при исследовании распределения фосфолипазы D как гидролазы, различные органы растений заметно различаются по активности фермента, при этом в листьях она чаще всего ниже, чем в других органах (Vaskovsky et al., 1972). Однако мы выбрали для анализа именно листья, так как, с одной стороны, вряд ли имеет смысл сравнивать между собой по биохимической характеристике стебли или корни трав и деревьев, а, с другой, как было сказано выше, мы использовали чувствительный метод тестирования, который позволяет обнаружить активность фосфолипазы D даже в тех объектах, где ранее она не выявлялась как гидролаза.

Для оценки ферментативной активности мы выбрали показатель, который уже использовали при исследовании фосфолипазы D водорослей и некоторых цветковых растений (Vaskovsky, Khotimchenko, 1983), — содержание образующегося под действием трансферазы фосфатидилметанола (ФМ). Так как активность фермента варьирует в определенных пределах у одних и тех же видов растений, взятых в разное время или в разном месте, мы ввели условные единицы активности: 0 — ФМ не обнаруживается на хроматограммах независимо от применения любых реагентов; 1 — ФМ не обнаруживается обычным реагентом на фосфолипиды (Vaskovsky et al., 1975), но его удается открыть с помощью высокочувствительного реагента (Vaskovsky, Latyshev, 1975); 2 — ФМ начинает обнаруживаться с помощью первого реагента, возникают ярко окрашенные пятна при применении второго реагента: количество фосфора в ФМ составляет 8—15 % от суммарного в фосфолипидах экстракта реакционной смеси; 3 — пятно ФМ хорошо различимо при обнаружении с помощью первого реагента, но оно меньше, чем пятно фосфолипидов в стартовой зоне хроматограммы (15—40 % фосфора в ФМ); 4 — пятна ФМ и других фосфолипидов сравнимы по размеру и окраске (40—60 % фосфора в ФМ); 5 — пятно ФМ больше, чем пятно фосфолипидов (60—85 % фосфора в ФМ); 6 — большая часть фосфора в ФМ, фосфолипиды в стартовой зоне можно надежно обнаружить только с помощью второго реагента (более 85 % фосфора в ФМ). Биологические объекты можно относить к группам 0—2 и 6 по активности фосфолипазы D в них на основании результатов обнаружения ФМ с помощью первого и второго реагентов. Для уточнения принадлежности объектов к группам 3—5 лучше определять количество фосфора в пятнах ФМ и фосфолипидов — в стартовой зоне.

Растения для анализа (22 вида из сем. *Rosaceae* и 12 видов из сем. *Fabaceae*; см. таблицу) были собраны в период с конца июля до конца сентября 1994 г. в различных районах Южного Приморья. Брали листья среднего возраста обычно от 3—5 разных растений одного вида. Некоторые деревья были представлены 2 или даже 1 экз. Анализ проводили, как правило, не позже 2—3 ч после сбора. При необходимости более длительной транспортировки в лабораторию травянистые растения либо ветки деревьев или кустарников упаковывали во влажную фильтровальную бумагу. Фосфатидилхолин был получен в хроматографически чистом виде из желтка куриных яиц методом колоночной хроматографии на окиси алюминия.

Для анализа активности фосфолипазы D готовили среднюю пробу, вырезая части нескольких листьев. 200 мг отобранного материала измельчали в ступке с песком, добавляли к нему 200 мл воды, 200 мл метанола и 400 мл раствора фосфатидилхолина в метаноле (10 мг/мл). Смесь перемешивали и выдерживали 15 мин при комнатной температуре. Затем липиды из инкубационной смеси извлекали модифицированным методом E. Bligh, W. Dyer (1959). Добавляли 1 мл метанола и 0.8 мл хлороформа, тщательно перемешивали и фильтровали. Повторную экстракцию проводили 1 мл метанола и 1 мл хлороформа, остаток на фильтре промывали 2 мл хлороформа. К объединенному фильтрату добавляли 3 мл воды, смесь перемешивали и оставляли на ночь в холодильнике. Затем верхний слой удаляли, объем нижнего доводили до 4 мл хлороформом.

Состав фосфолипидов полученных экстрактов анализировали методом микротонкослойной хроматографии (Беленький и др., 1984) в системе растворителей хлороформ : ацетон : метанол : бензол : концентрированный водный аммиак в соотношении 100 : 40 : 30 : 10 : 4 по объему (Vaskovsky, Khotimchenko, 1983), нанося на пластинки 5—10 мкл аликвоты экстракта с помощью капилляра с заданным объемом. Для обнаружения фосфолипидов использовали последовательно реагент на фосфолипиды (Vaskovsky et al., 1975) и высокочувствительный реагент на основе малахитового зеленого (Vaskovsky, Latyshev, 1975). Количество фосфора в зонах тонкослойных хроматограмм определяли описанным методом (Vaskovsky et al., 1975). Активность фосфолипазы выражали в условных единицах, отражающих долевое или процентное содержание ФМ в смеси фосфолипидов экстрактов.

Результаты и их обсуждение

Полученные результаты представлены в таблице. Роды семейств *Rosaceae* и *Fabaceae* расположены в ней по системе (с номерами Далла—Тора), принятой в сводках о растениях Дальнего Востока В. Н. Ворошилова (1966, 1982, 1985). Названия видов приведены по работе Ворошилова (1985), а в скобках в ряде случаев даны названия некоторых видовых таксонов, которые иначе трактуются в работах Д. П. Воробьева с соавт. (1966) и С. К. Черепанова (1981).

Как видно из таблицы, содержащей характеристики исследованных растений и сведения об активности в них фосфолипазы D как трансферазы, разные виды одного и того же семейства (*Rosaceae* или *Fabaceae*) различаются по активности фермента. Однако, несмотря на это, в первую очередь обращают на себя внимание различия семейств по исследованному биохимическому признаку: самая высокая активность фосфолипазы D в видах *Rosaceae* ниже, чем активность фермента в любом из видов *Fabaceae*. Внутри семейств не обнаружено какой-либо определенной связи между активностью фермента и жизненной формой растений.

Из литературы известно, что активность фосфолипазы D изменяется в зависимости от стадии развития растений, ряда условий внешней среды (Quarles, Dawson, 1969; Chetal et al., 1982; Di Nola, Mayer, 1986). Мы брали пробы растений в разные периоды их развития (от стадии бутонизации до стадии формирования семян), при различных температурах и влажности. Однако повторные анализы одних и тех же видов, собранных на заметно различающихся стадиях или при разных условиях внешней среды, показали, что активность фермента в первую очередь определяется таксономической принадлежностью растения, хотя на нее влияют и другие факторы.

Полученные результаты кажутся нам достаточно интересными, особенно если учесть простоту методики определения активности фосфолипазы D как трансферазы. Метод может быть освоен любой биохимической или ботанической лабораторией, использующей тонкослойную хроматографию для целей хемосистематики.

Однако в заключение необходимо отметить, что полученные результаты не следует

Виды семейств *Rosaceae* и *Fabaceae*, исследованные на активность фосфолипазы D

Виды	Жизненная форма	Активность, усл. ед.
ROSACEAE		
1. *Aruncus dioicus* (Walt.) Fern. (*A. asiaticus* Pojark.)	м	1—2
2. *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.	к	2
3. *Malus mandshurica* (Maxim.) Kom.	д	2
4. *M. domestica* Borkh.	д	2
5. *Pyrus ussuriensis* Maxim.	д	2
6. *P. communis* L.	д	2
7. *Sorbus alnifolia* (Siebold et Zucc.) C. Koch (*Micromeles alnifolia* (Siebold et Zucc.) Koehne)	д	2
8. *S. amurensis* Koehne	д	2
9. *Crataegus maximowiczii* Schneid.	д	2
10. *Rubus crataegifolius* Bunge	к	2
11. *R. idaeus* L.	к	2
12. *Fragaria ananassa* Duch.	м	1
13. *Geum aleppicum* Jacq.	м	2
14. *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim.	м	2
15. *Agrimonia pilosa* Ledeb. s. l.	м	1
16. *Sanguisorba tenuifolia* Fisch. ex Link	м	2
17. *S. officinalis* L.	м	2
18. *Rosa rugosa* Thunb.	к	2
19. *Prunus salicina* Lindl. (*P. ussuriensis* Koval. et Kostina)	д	1
20. *P. tomentosa* Thunb. (*Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall.)	д	1
21. *P. maackii* Rupr. (*Padus maackii* (Rupr.) Kom.)	д	2
22. *P. manshurica* (Maxim.) Koehne (*Armeniaca manshurica* (Maxim.) Skvortz.)	д	1
FABACEAE		
1. *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim.	д	5
2. *Melilotus suaveolens* Ledeb.	м	4
3. *Trifolium arvense* L.	о	5
4. *Robinia pseudacacia* L.	д	4
5. *Lespedeza bicolor* Turcz.	к	5
6. *Vicia unijuga* A. Br.	м	4
7. *V. cracca* L.	м	4
8. *V. subrotunda* (Maxim.) Czefr.	м	5
9. *Glycine soja* Siebold et Zucc. (*G. ussuriensis* Regel et Maack)	о	5
10. *Phaseolus vulgaris* L.	о	6
11. *Pisum sativum* L.	о	6
12. *Amorpha fruticosa* L.	к	4

Примечание. Жизненные формы: д — дерево, к — кустарник, м — травянистое многолетнее растение, о — травянистое однолетнее растение. Условные единицы активности: 0 — фосфатидилметанол (ФМ) не образуется; 1 — ФМ обнаруживается в следах; 2 — ФМ образуется в заметных количествах (до 15 % от суммы фосфолипидов); 3 — 15—40 % ФМ; 4 — 40—60; 5 — 60—85; 6 — более 85 % ФМ.

трактовать расширенно, полагая, что для каждого из семейств растений характерен какой-то определенный (низкий, средний или высокий) уровень фосфолипазы D. Как показал проведенный нами сравнительный анализ распространения фосфолипазы D в других группах растений, виды с высокой и низкой активностью фермента встречаются, например, в пределах одного и того же семейства у папоротников и хвойных.

Авторы выражают благодарность В. П. Шеиной (Институт биологии моря ДВО РАН) за квалифицированную техническую помощь при проведении аналитической части исследования и Российскому фонду фундаментальных исследований за финансовую поддержку работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беленький Б. Г., Ганкина Э. С., Литвинова Л. С. и др. Применение пластинок со слоем микрофракционированного силикагеля, закрепленного золем кремниевой кислоты для анализа липидов // Биоорг. химия. 1984. Т. 10. № 2. С. 244—250.

Васьковский В. Е., Суппес З. С., Горовой П. Г. О распространении фосфолипазы D в растениях // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1973. Т. 9. № 3. С. 294—298.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.—Л., 1966. 490 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 478 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Рахимов М. М., Ахмеджанов Р. А., Бабаев М. У. и др. Гидролитическая и трансалкилирующая функции фосфолипазы D из семян хлопчатника // Физиол. раст. 1989. Т. 36. Вып. 3. С. 502—511.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Billah M. M. Phospholipase D and cell signalling // Curr. Opin. Immunol. 1993. Vol. 5. N 1. P. 114—123.

Bligh E. G., Dyer W. J. A rapid method of total lipid extraction and purification // Can. J. Biochem. Physiol. 1959. Vol. 37. N 8. P. 911—917.

Chetal S., Nainawatee H. S., Wagle D. S. Phospholipase D activity in leaves of water-stressed wheat and barley // Biochem. Physiol. Pflan. 1982. Bd 177. H. 1. S. 92—96.

Dawson R. M. C. The formation of phosphatidylglycerol and other phospholipids by the transferase activity of phospholipase D // Biochem. J. 1967. Vol. 102. N 1. P. 205—210.

Di Nola L., Mayer A. M. Effect of temperature on glycerol metabolism in membranes and on phospholipase C and phospholipase D of germinating pea embryos // Phytochemistry. 1986. Vol. 25. N 10. P. 2255—2259.

Hanahan D. J., Chaikoff I. L. A new phospholipide-splitting enzyme specific for the ester linkage between the nitrogenous base and the phosphoric grouping // J. Biol. Chem. 1947. Vol. 169. N 3. P. 699—705.

Heller M. Phospholipase D // Adv. Lipid Res. 1978. Vol. 16. P. 267—326.

Quarles R. H., Dawson R. M. C. The distribution of phospholipase D in developing and mature plants // Biochem. J. 1969. Vol. 112. N 5. P. 787—794.

Shukla S. D., Halenda S. P. Phospholipase D in cell signalling and its relationship to phospholipase C // Life Sci. 1991. Vol. 48. N 9. P. 851—866.

Vaskovsky V. E., Gorovoi P. G., Suppes Z. S. Phospholipase D in Far-Eastern plants // Int. J. Biochem. 1972. Vol. 3. N 18. P. 647—656.

Vaskovsky V. E., Khotimchenko S. V. Micro-chromatographic test of trans-phosphatidylic activity of phospholipase D in algae and other plants // J. Chromatogr. 1983. Vol. 261. N 2. P. 324—328.

Vaskovsky V. E., Kostetsky E. Y., Vasendin I. M. A universal reagent for phospholipid analysis // J. Chromatogr. 1975. Vol. 114. N 1. P. 129—141.

Vaskovsky V. E., Latyshev N. A. Modified Jungnickel's reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on thin-layer chromatograms // J. Chromatogr. 1975. Vol. 115. N 1-2. P. 246—249.

Yang S. F., Freer S., Benson A. A. Transphosphatidylation by phospholipase D // J. Biol. Chem. 1967. Vol. 242. N 3. P. 477—484.

Институт биологии моря ДВО РАН
Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВО РАН
Владивосток

Получено 2 II 1995

SUMMARY

The transferase activity of phospholipase D was investigated in the leaves of 22 *Rosaceae* plant species and 12 *Fabaceae* species. In was found that the activity is not connected with the plant life form and is determined mainly by their taxonomic position. All members of the *Rosaceae* demonstrated low and all of the *Fabaceae* high activity of enzyme. The method of determination of phospholipase D activity is very simple. It may be recommended for biochemical and botanical laboratories dealing with chemotaxonomic investigations.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.47 : 581.844 : 551.782.1 (571.66)

© Н. И. Блохина

ИСКОПАЕМАЯ ДРЕВЕСИНА ЛИСТВЕННИЦЫ (*LARIX*, *PINACEAE*) ИЗ СРЕДНЕГО МИОЦЕНА ЗАЛИВА КОРФА (КАМЧАТКА)

N. I. BLOKHINA. FOSSILIZED WOOD OF *LARIX* (*PINACEAE*) FROM THE MIDDLE MIOCENE OF THE KORF BAY (KAMCHATKA)

Описана древесина нового вида лиственницы *Laricioxylon korfiense* sp. nov. из среднемиоценовых отложений западного побережья залива Корфа (п-ов Камчатка). Показано сходство ее с древесиной современных видов *Larix occidentalis*, *L. leptolepis* и приведены данные о местонахождениях ископаемых лиственниц, сопоставимых с этими видами.

Древесина нового ископаемого вида лиственницы *Laricioxylon korfiense* sp. nov., описанная в данной статье, собрана автором на побережье залива Корфа в 50 м к югу от устья р. Бол. Каменушка (обр. 701/1, 701/4, 701/5, 701/7, 705/2, 705/4), а также на правом (обр. 700, 700/1, 700/5, 700/6, 700/10, 700/14, 700/18, 700/23, 700/25, 700/27, 700/28, 716/54) и левом (обр. 702/1, 702/4, 702/8, 702/10, 702/13, 702/15) берегах р. Бол. Каменушка в 300 м вверх по течению от места впадения в нее р. Мал. Каменушка. Древесина обугленная, плотная, от темно-коричневого до почти черного цвета; всего 24 образца.

Древесные остатки происходят из линзы голубовато-серых и «белесых» туффитов — так называемых «голубоватых песчаников» (мощностью около 40 м), залегающих в грубообломочной базальной части разреза континентальной угленосной корфовской серии. Эта часть разреза соответствует нижнемедвежкинской подсвите (мощность 100—150 м), возраст которой установлен А. И. Челебаевой (1978) в пределах второй половины среднего миоцена.

В морском обрыве к северу от устья р. Бол. Каменушка под старым пос. Медвежка Челебаевой (1978) собраны отпечатки шишек *Larix* sp. cf. *Larix omoloica* Dorof. (6 экз). Остатки растений происходят из линз сидеритов, содержащихся в породах, подстилающих угольный пласт Нижний Медвежий. В одних конкрециях преобладают отпечатки хвои и шишки *Larix*, в других наблюдается массовое захоронение *Myrica* в ассоциации с *Alnus schmalhausenii* Grub., реже — с *Betula polymorpha* Cheleb. Остальные растения обычно встречаются в виде отдельных отпечатков. Наиболее распространены *Salix samyliniae* Iljinskaja et Pneva, *S. vimenoides* Cheleb., *S. sapindifolia* Cheleb., плоды *Pterocarya kamtchatica* (Krysht.) Cheleb. Из хвойных здесь представлены *Picea korfiensis* Cheleb., *Picea* sp. cf. *Picea anadyrensis* Krysht., *Picea* sp. 2, *Pinus korfiensis* Cheleb., *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Ung. (Челебаева, 1978).

Описанные Челебаевой (1978) остатки шишек похожи на шишки вида *Larix omoloica* Dorof. из верхнемиоценовых отложений р. Омолой и среднемиоценовых отложений Мамонтовой Горы на р. Алдан, которые П. И. Дорофеев (1969, 1972) сопоставлял с шишками современного вида *L. occidentalis* Nutt. По мнению же Е. Г. Боброва (1972, 1978), приведенные Дорофеевым изображения остатков шишек не позволяют достоверно судить об их видовой принадлежности, но Бобров не отрицал возможности произрастания на северо-востоке Сибири в миоцене—плиоцене лиственницы, близкой к современному виду *L. occidentalis*.

Однако в позднемиоценовой омолойской флоре наряду с типичными шишками *L. omoloica* встречаются экземпляры, похожие на шишки видов *L. sibirica* Ledeb. и *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.; есть даже шишки, по толщине и форме чешуй напоминающие шишки *L. leptolepis* (Siebold et Zucc.) Gord., хотя полностью их признаки не соответствуют признакам шишек названных 3 видов. С другой стороны, из неогена Японии описана шишка *Larix kaempferi* Sarg. (= *L. leptolepis*), очень сходная с некоторыми омолойскими экземплярами (Дорофеев, 1972).

Камчатские шишки в отличие от типичных *Larix omoloica* имеют несколько более узкие и отогнутые чешуи. По этим признакам они схожи с шишками *L. vasskovskii* Cheleb. из среднего миоцена бухты Нагаева и Пенжинской губы (мыс Астрономический) (Челебаева, 1978; Челебаева и др., 1979). Согласно работе Челебаевой с соавт. (1979), этот вымерший вид, как и *L. omoloica*, по габитусу шишек напоминает *L. occidentalis*, но в то же время имеет отдельные признаки некоторых восточноазиатских лиственниц ряда *Kaempferianae* (*L. leptolepis*) и ряда *Paucisquamatae* (*L. principis-rupprechtii* Mayr и *L. cajanderi* Mayr). Позже Челебаевой с соавт. (1979) были найдены в среднемиоценовых отложениях залива Корфа отдельные шишки, отнесенные ею к *L. vasskovskii*.

Кроме того, А. Н. Криштофович (1934) описал из Корфовского буроугольного месторождения брахибласт с пучком хвои как *L. preobrajenskii* Krysht. и сопоставил этот вид лиственницы с современным *L. leptolepis*. Однако коллекция Криштофовича была утрачена, поэтому Челебаева (1978) не смогла проанализировать этот образец.

Ископаемая древесина *Laricioxylon korfiense* sp. nov. по анатомическому строению имеет сходство с древесиной современных лиственниц *Larix occidentalis* и *L. leptolepis*.

В настояшее время *L. occidentalis* произрастает на юго-востоке Британской Колумбии (Канада) и в штатах Вашингтон, Монтана, Айдахо (США) на высоте 600—1200 (2000) м над ур. м. и имеет разорванный ареал. Бо́льшая часть ареала находится в Скалистых горах, меньшая — в Каскадных. Встречается эта лиственница в смешанных хвойных лесах вместе с *Thuja plicata* D. Don, *Picea engelmannii* Engelm., *Abies grandis* Lindl., с некоторыми видами *Pseudotsuga* и *Tsuga*, иногда образует чистые насаждения (Ostenfeld, Larsen, 1930; Бобров, 1972).

Larix leptolepis произрастает в горных центральных районах о-ва Хонсю (Япония) на высоте (500) 1500—2500 (2900) м над ур. м., где образует чистые древостои или встречается вместе с *Pinus densiflora* Siebold et Zucc., *Abies homolepis* Siebold et Zucc., *A. veitchii* Lindl., *Picea jezoensis* Carr. и *Tsuga diversifolia* Mast. Кроме того, эта лиственница широко представлена в смешанных хвойно-широколиственных лесах на высоте 500 м над ур. м. вместе с видами *Quercus*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus* (Ostenfeld, Larsen, 1930; Бобров, 1972).

Наиболее ранние ископаемые остатки шишек, в какой-то мере сопоставимые с шишками *Larix occidentalis* и *L. leptolepis*, указаны из эоцена (среднего—позднего) о-ва Аксель Хейберг (Канадский арктический архипелаг). Эти семенные шишки *Larix* sp. по габитусу напоминают шишки *L. occidentalis* и *L. leptolepis*, однако их брактеи более близки к таковым у *L. gmelinii* (LePage, Basinger, 1989, 1991).

Вид *L. nevadensis* Axelrod из эоцена штата Невада (США), установленный по чешуям и иглам, также имеет некоторое сходство с *L. occidentalis* (Axelrod, 1991).

Из эоцена Западной Камчатки описана шишка *Larix* sp. (Гладенков и др., 1991), внешне напоминающая шишку среднемиоценового вида *L. vasskovskii*, которая имеет габитуальное сходство с шишкой современного вида *L. occidentalis* и одновременно обладает признаками шишек ряда восточноазиатских лиственниц, в том числе и *L. leptolepis*.

Среди олигоценовых остатков известны древесины *Laricioxylon gregussii* Blokhina (с признаками древесины современного вида *Larix leptolepis*) (Блохина, 1989) и *Laricioxylon shilkiniae* Blokhina (с признаками анатомического строения древесины

Larix lyallii Parl. и *L. occidentalis*) (Блохина, 1984), установленные из позднего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край).

Остатки лиственниц, сопоставимые с таковыми *L. occidentalis*, приводятся из раннего миоцена ряда местонахождений штата Невада (США). Это чешуи, шишки и иглы *L. nevadensis* (Axelrod, 1976, 1990, 1991) и крылатые семена *L. churchillensis* Axelrod (Axelrod, 1991); в синонимике *L. churchillensis* D. Axelrod (1991) указывает эоценовый вид *L. nevadensis*, установленный по чешуям и иглам, однако он не исключает того, что это разные виды.

В миоценовых отложениях о-ва Банкс (Канада) обнаружены остатки шишек *Larix* cf. *omoloica* (LePage, Basinger, 1991), по своему габитусу напоминающие шишки современного вида *L. occidentalis*, и описана древесина *Laricioxylon occidentaloides* Roy et Hills (Roy, Hills, 1972).

Из верхнемиоценовых отложений р. Ботчи (Сихотэ-Алинь) М. А. Ахметьевым (1973) описаны шишки *Larix* sp., имеющие сходство с шишками современного вида *L. leptolepis* и в какой-то мере, возможно, с шишками *L. occidentalis*. Установлены также и шишки *L. schmidtiana* (Palibin) Akhmet., более всего напоминающие шишки современных *L. sibirica* и, возможно, *L. leptolepis* (Ахметьев, 1973).

Ископаемые остатки лиственниц, сопоставимые с таковыми *L. leptolepis*, указываются из среднего миоцена Пенжинской губы (мыс Астрономический) (Васьковский, 1956; Челебаева и др., 1979), позднего миоцена—раннего плиоцена побережья Пенжинской губы (на участке между устьем р. Пенжина и мысом Астрономическим) (Бискэ, 1975), а также северного побережья Рекинникской губы (Боярская, Малаева, 1967); из плейстоцена о-ва Хонсю (Япония) указываются остатки *Larix* sp. с признаками современных *L. gmelinii* и *L. leptolepis*, а в позднеплейстоценовой флоре Японии *L. leptolepis* становится уже одной из главных хвойных пород (Криштофович, 1958).

Анализируя распространение ископаемых остатков, сопоставимых с современными видами лиственниц *L. occidentalis* и *L. leptolepis* (табл. 1), можно заметить, что начиная с эоцена на западе Северной Америки в пределах Кордильер идет постепенное формирование лиственницы *L. occidentalis*. К миоцену ареал предковой формы этой лиственницы значительно расширился в северном направлении от 35—42 до 72° с. ш. и достиг Канадского арктического архипелага, а к среднему—позднему миоцену лиственница распространилась по северо-востоку Азии и дошла до рек Алдан и Омолой. Можно предположить, что здесь ее ареал находился между 60 и 72° с. ш.

Начало формирования *L. leptolepis* можно датировать поздним олигоценом, не ранее. Возможно, в горах Сихотэ-Алиня складывалась предковая форма этой лиственницы. В течение миоцена она распространилась вдоль тихоокеанского побережья и достигла Камчатки. В связи с похолоданием в конце плиоцена, и особенно в начале—середине плейстоцена, ареал *L. leptolepis* резко сократился, и начиная с позднего плейстоцена находки этого вида обнаружены только в Японии, где он и произрастает в настоящее время.

Однако заселение Японии *L. leptolepis*, по-видимому, происходило с материка через о-в Сахалин при восстановлении между ними сухопутной связи. В конце олигоцена—миоцене северная часть Сахалина соединялась с материком (район Северного Сихотэ-Алиня), это был полуостров. В плиоцене Сахалин соединялся с материком почти по всей длине, а в плейстоцене — еще и с о-вом Хоккайдо (Синицын, 1962).

В результате плейстоценового похолодания резко сократился ареал *L. occidentalis*. Суровые климатические условия, возникшие на северо-востоке Азии к концу неогена, привели к вымиранию этой лиственницы, небольшой остаточный ареал которой сохранился до наших дней лишь на северо-западе США и на юго-востоке штата Британская Колумбия в Канаде.

Кроме того, начиная с эоцена и до миоцена включительно как в Северной Америке, так и на востоке Азии произрастали вымершие затем виды лиственниц,

ТАБЛИЦА 1

Местонахождения ископаемых лиственниц, близких к современным *Larix occidentalis* и *L. leptolepis*

Возраст	Местонахождения	Ископаемые виды	Близкие современные виды
Эоцен	Канадский арктический архипелаг: о-в Аксель Хейберг	*Larix* sp. (LePage, Basinger, 1989, 1991)	*Larix occidentalis,* *L. leptolepis,* *L. gmelinii*
	Штат Невада (США)	*L. nevadensis* (Axelrod, 1991)	*L. occidentalis*
	П-ов Камчатка: Тигильский р-н	*Larix* sp. (Гладенков и др., 1991)	*L. occidentalis,* ряд *Kaempferianae,* ряд *Paucisquamatae*
Поздний олигоцен	Сихотэ-Алинь: бухта Сизиман	*Laricioxylon gregussii* (Блохина, 1989)	*Larix leptolepis*
		L. shilkiniae (Блохина, 1984)	*L. lyallii,* *L. occidentalis*
Ранний миоцен	Штат Невада (США)	*Larix nevadensis* (Axelrod, 1976, 1990, 1991)	*L. occidentalis*
		L. churchillensis (Axelrod, 1991)	*L. occidentalis*
Миоцен	Канадский арктический архипелаг: о-в Банкс	*L.* cf. *omoloica* (LePage, Basinger, 1991)	*L. occidentalis*
		Laricioxylon occidentaloides Roy et Hills (Roy, Hills, 1972)	*L. occidentalis*
Средний миоцен	Р. Алдан: Мамонтова Гора	*Larix omoloica* (Дорофеев, 1969)	*L. occidentalis*
	Бухта Нагаева	*L. occidentalis* (Васьковский, 1956)	*L. occidentalis*
		L. vasskovskii (Челебаева и др., 1979)	*L. occidentalis,* ряд *Kaempferianae,* ряд *Paucisquamatae*
	Пенжинская губа: мыс Астрономический	*L. leptolepis* (Васьковский, 1956; Челебаева и др., 1979)	*Larix leptolepis*
		Larix sp. cf. *L. vasskovskii* (Челебаева и др., 1979)	*L. occidentalis,* ряд *Kaempferianae,* ряд *Paucisquamatae*
	П-ов Камчатка: залив Корфа	*Laricioxylon korfiense* Blokh. sp. nov.	*Larix occidentalis,* *L. leptolepis*
		Larix sp. cf. *L. omoloica* (Челебаева, 1978)	*L. occidentalis,* ряд *Kaempferianae,* ряд *Paucisquamatae*
		L. preobrajenskii (Криштофович, 1934)	*Larix leptolepis*
		L. vasskovskii (Челебаева и др., 1979)	*L. occidentalis,* ряд *Kaempferianae,* ряд *Paucisquamatae*

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Возраст	Местонахождения	Ископаемые виды	Близкие современные виды
Поздний миоцен	Р. Омолой	*Larix omoloica* (Дорофеев, 1972)	*Larix occidentalis*
	Сихотэ-Алинь: р. Ботчи	*L. schmidtiana* (Ахметьев, 1973)	*L. sibirica*, *L. leptolepis* (?)
		Larix sp. (Ахметьев, 1973)	*L. leptolepis*, *L. occidentalis* (?)
Поздний миоцен—ранний плиоцен	Пенжинская губа: устье р. Пенжины—мыс Астрономический	*L. leptolepis* (Бискэ, 1975)	*L. leptolepis*
	П-ов Камчатка: Рекинникская губа	*L. leptolepis* (Малаева, Боярская, 1967)	*L. leptolepis*
Плейстоцен	О-в Хонсю (Япония)	*Larix* sp. (Криштофович, 1958)	*L. gmelinii*, *L. leptolepis*
Поздний плейстоцен	Япония	*L. leptolepis* (Криштофович, 1958)	*L. leptolepis*

имевшие признаки нескольких современных видов, но целиком не сопоставимые ни с одним из них. Так, на северо-востоке Азии в пределах Камчатки и северного побережья Охотского моря была распространена лиственница *L. vasskovskii*, сходная как с *L. occidentalis*, так и с рядом восточноазиатских видов, в первую очередь с *L. leptolepis*, *L. principis-rupprechtii* и *L. cajanderi*.

В расселении лиственниц большую роль играл также Берингийский сухопутный мост, установившийся между Евразией и Северной Америкой еще в конце мелового периода, что способствовало миграционным процессам в палеогене и большей части неогена.

Laricioxylon korfiense[1] Blokhina sp. nov.

(см. рисунок, *1—18*)

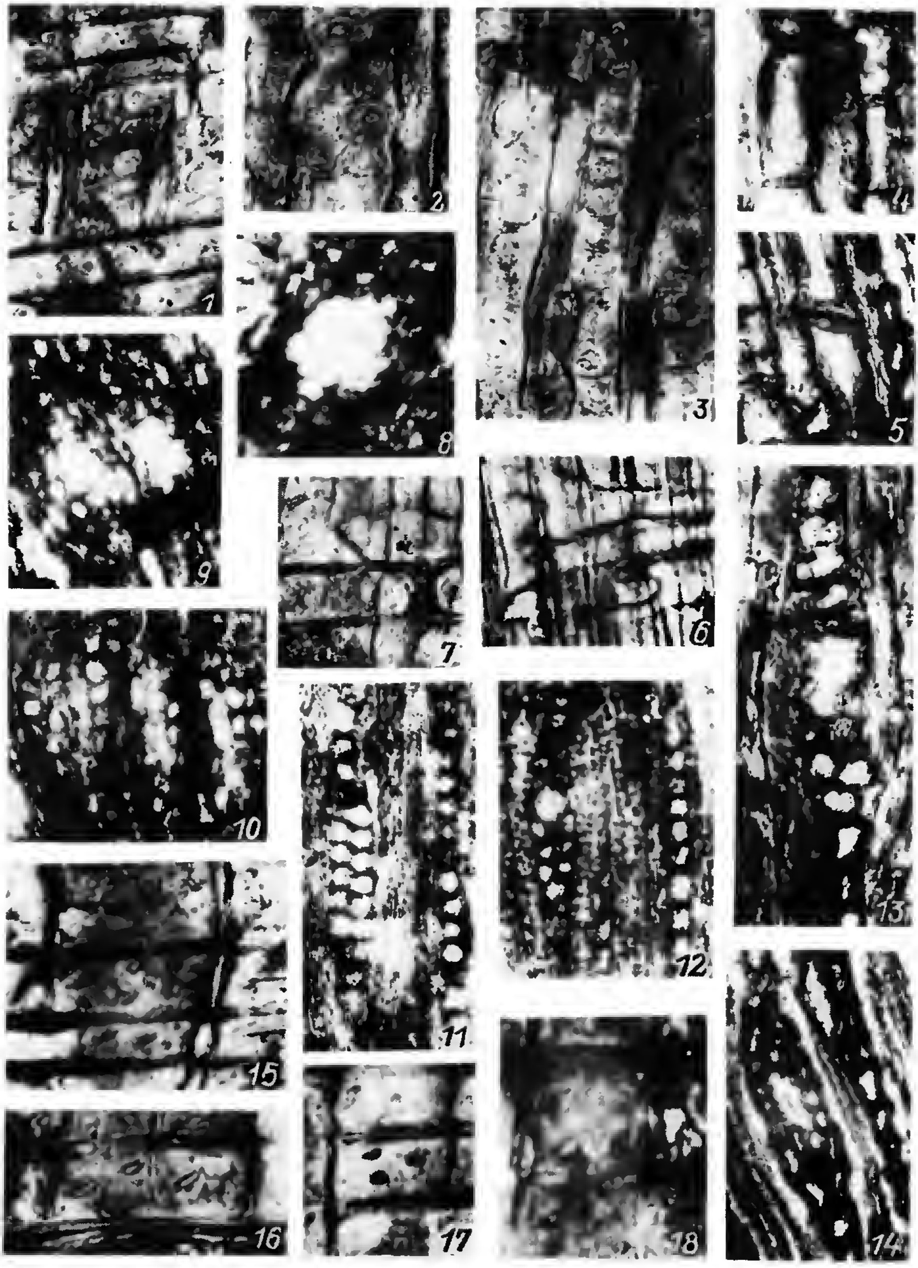
Diagnosis. Growth rings are distinct. Pits on the radial walls of tracheids are abundant, 1- and 2-seriate, oppositely arranged; crassulae are present between 2-seriate pits. Circular pits are 15—18 μm in diameter, elliptical pits are 18—24 μm, apertures are 8—9 μm in diameter. Horizontal walls of axil parenchyma are smooth or sometimes with 1—2 slight nodules; small pits occur sometimes on the radial walls. Rays are 1—30(40) cells in hight; 1—6(11) layers of 2-seriate cells occur sometimes in the 1-seriate rays. Inner walls of ray tracheids are smooth. Vertical resin canals are encircled by 8—10(12) thick-walled epithelial cells; horizontal ones — by 6—10(12) thick-walled epithelial cells and occur in 2-seriate rays with unequal 1-seriate ends: short end consists of 1—4 cells and long end — of 4—14 cells. There are 1—6 piceoid or slightly taxodioid pits on the cross-fields.

Golotype: Institute of Biology and Pedology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences (IBP FEB RAS), coll. 14, specimen 705/4, petrified wood; Kamchatka peninsula, western coast of Korf Bay, 50 m to the south of the Bolshaya Kamenushka River's mouth; Nizhnemedvezhkinskian Subformation, upper part of the Middle Miocene.

Диагноз. Годичные слои выражены отчетливо. Поровость радиальных стенок трахеид обильная, 1- и 2-рядная, супротивная; между 2-рядными порами имеются крассулы. Округлые поры 15—18 мкм в диам., овальные 18—24, отверстия 8—9 мкм

---

[1] Название вида происходит от названия залива Корфа.



Laricioxylon korfiense (колл. 14, обр. 705/4 — голотип).

1, 2 — радиальный срез: 2-рядная поровость стенок трахеид, узелковые тангентальные стенки лучей (*1*), × 300; *3* — радиальный срез: 1-рядная поровость стенок трахеид, × 300; *4, 5* — поперечные стенки осевой паренхимы: радиальный (*4*) и тангентальный (*5*) срезы, × 300; *6, 7* — радиальный срез: лучевые трахеиды — краевые (*7*) и образующие 3-рядный луч (*6*), × 300; *8—10* — поперечный срез: вертикальные смоляные ходы, × 200; *11* — тангентальный срез: 1-рядный луч с 2-рядным участком, × 200; *12—14* — тангентальный срез: горизонтальные смоляные ходы, × 200 (*12*), × 300 (*13, 14*); *15—18* — радиальный срез: поровость полей перекрестка, × 500 (*15, 17*), × 800 (*16*), × 1500 (*18*).

в диам. Поперечные стенки древесинной паренхимы гладкие, иногда с 1—2 слабо выраженными узелками, радиальные стенки иногда с мелкими порами. Лучи 1—30(40) слоев клеток в высоту; 1-рядные лучи иногда содержат 1—6(11) 2-рядных слоев клеток. Лучевые трахеиды гладкостенные. Вертикальные смоляные ходы с 8—10(12) толстостенными клетками эпителия; горизонтальные ходы — с 6—10(12) толстостенными клетками эпителия, располагаются в 2-рядных лучах с неравными 1-рядными окончаниями: короткое состоит из 1—4 слоев клеток, длинное — из 4—14. На полях перекреста 1—6 пицеоидных, иногда напоминающих таксодиоидные пор.

Голотип: Биолого-почвенный институт ДВО РАН (БПИ ДВО РАН), колл. 14, обр. 705/4, ископаемая древесина; п-ов Камчатка, западное побережье залива Корфа, в 50 м к югу от устья р. Бол. Каменушки; нижнемедвежкинская подсвита, верхняя часть среднего миоцена.

Описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, лучевой и осевой паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины крупные, тонкостенные, широкопросветные, прямоугольной и многоугольной вытянутой радиально формы; окончания трахеид заостренные и клювовидные. Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины обильная, 1- и 2-рядная. 1-рядные поры округлые и слегка овальные, вытянутые горизонтально, занимающие 1/3—2/3 ширины стенки трахеиды, с включенным округлым и овальным отверстиями соответственно, располагаются сближенно и соприкасаются, реже — свободно по длине трахеиды. Округлые поры 15—18 мкм в диам., овальные 18—24, отверстия 8—9 мкм в диам. 2-рядные поры округлые и слегка овальные, расположенные супротивно, с включенным округлым и овальным отверстиями соответственно; между порами имеются крассулы, но сохранились они очень плохо. В поздней древесине поры на радиальных стенках трахеид только 1-рядные, занимают почти всю ширину стенки трахеиды, округлые и слегка овальные, вытянутые горизонтально, с включенным округлым и овальным отверстиями соответственно, располагаются свободно и соприкасаются по длине трахеиды. На тангентальных стенках трахеид поры не обнаружены, возможно, не сохранились.

Осевая паренхима с гладкими поперечными стенками, но иногда на них встречаются 1—2 слабо выраженных узелка; на радиальных стенках местами видны мелкие поры.

Годичные слои широкие, состоят в основном из трахеид ранней древесины, однако, из-за того что они сильно смяты в поперечном сечении, не удалось определить характер перехода от ранней древесины к поздней, ширину поздней древесины и форму ее трахеид.

Лучи многочисленные, двух типов — линейные 1-рядные и многорядные с горизонтальными смоляными ходами. 1-рядные лучи иногда частично 2-рядные, протяженность 2-рядных участков 1—6(11) слоев клеток. Высота лучей 1—30(40), но чаще — 20—25 слоев клеток. Срединные клетки лучей округло-прямоугольные, вытянутые вдоль луча, краевые — округло-треугольные, по размерам почти не уступающие срединным. Горизонтальные стенки лучей утолщенные, пористые; тангентальные стенки с 1—3(4) узелками. Лучевые трахеиды гладкостенные, расположенные по краям лучей, иногда срединные или образующие самостоятельные 2- и 3-рядные лучи.

Вертикальные смоляные ходы с 8—10(12) толстостенными, часто сильно разрушенными клетками эпителия, одиночные и довольно редкие в зоне ранней древесины, ближе к зоне поздней древесины расположенные цепочками по 2—3 хода. Горизонтальные смоляные ходы с 6—8(11) толстостенными клетками эпителия, располагаются в 2-рядных лучах с неравными 1-рядными окончаниями: короткое состоит из 1—4 клеток, длинное — из 4—14. В одном месте встречен луч, в котором горизонтальный смоляной ход окружен с одной стороны слоем из 3 лучевых клеток.

На полях перекреста 1—6 пицеоидных пор, иногда напоминающих таксодиоидные. В ранней древесине на поле перекреста расположены, как правило, 3 поры в

1 горизонтальном ряду или 5—6 — в 2 рядах либо беспорядочно; ближе к зоне поздней древесины расположены 4 поры в 2 горизонтальных рядах, 3 — беспорядочно и 2 — в 1 горизонтальном ряду или по диагонали. В поздней древесине на поле перекреста имеются 1—2 поры, расположенные вертикально одна над другой, реже — по диагонали.

Обоснование определения. Наличие нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с толстостенными клетками эпителия свидетельствует о принадлежности описанной древесины формальному роду *Piceoxylon* Gothan, объединяющему ископаемые древесины с признаками современных *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* и отчасти *Keteleeria*. Однако вследствие развития у исследованной древесины не только вертикальных, но и горизонтальных смоляных ходов род *Keteleeria*, у которого они отсутствуют, исключается. Древесина *Pseudotsuga* отличается наличием спиральных утолщений на всех стенках трахеид и на радиальных стенках лучевых трахеид, а также пяти-шестиугольным очертанием горизонтальных смоляных ходов с небольшим числом клеток эпителия. Древесина родов *Picea* и *Larix* часто трудно различима. Однако из-за сочетания таких признаков, как гладкостенные лучевые трахеиды, крупные овальные поры на радиальных стенках трахеид, расположение горизонтальных смоляных ходов в 2-рядных лучах с неравными 1-рядными окончаниями, высокие 1-рядные лучи с весьма протяженными 2-рядными участками, изученную древесину можно отнести к современному роду *Larix*.

Наиболее сходна изученная древесина с древесиной современных видов лиственниц *Larix occidentalis* и *L. leptolepis* (табл. 2), характеризующейся наличием овальных пор 16—20 и 20—24 мкм в диам. соответственно, высоких 1-рядных лучей, расположением горизонтальных смоляных ходов только в 2-рядных лучах с неравными 1-рядными окончаниями, наличием до 6 пор на полях перекреста и сходным с ископаемой древесиной количеством клеток эпителия, выстилающих смоляные ходы.

Однако древесина *L. occidentalis* (табл. 2) отличается присутствием спиральных утолщений и немногочисленных пор на тангентальных стенках трахеид, только гладких поперечных стенок древесинной паренхимы, более низких 1-рядных лучей (до 25 слоев клеток), не содержащих 2-рядных участков, не более чем 10 клетками эпителия, выстилающими вертикальные и горизонтальные смоляные ходы.

Значительно большее сходство описанной ископаемой древесины наблюдается с древесиной *L. leptolepis*, которая, однако, отличается от первой тем, что имеет поры на тангентальных стенках трахеид и иногда спиральные утолщения на радиальных стенках, только гладкие поперечные стенки древесинной паренхимы и 1-рядные лучи высотой не более 37 слоев клеток.

P. Greguss (1967) предложил для ископаемых древесин с признаками анатомического строения современных *Larix* использовать формальный род *Laricioxylon* Greguss. Среди ископаемых наибольшее сходство древесин лиственниц *L. occidentalis* и *L. leptolepis* отмечено с древесинами *Laricioxylon shilkiniae* (Блохина, 1984) и *L. gregussii* (Блохина, 1989) из позднего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край), а также с древесиной *L. occidentaloides* Roy et Hills (Roy, Hills, 1972) из миоцена о-ва Банкс (Канадский арктический архипелаг). Тем не менее древесина *Laricioxylon shilkiniae* (табл. 2), имеющая по ряду признаков некоторое сходство с древесинами современных *Larix lyallii* и *L. occidentalis*, отличается преобладанием на радиальных стенках трахеид 2-рядных супротивных пор, наличием 1- и 2-рядных пор на тангентальных стенках трахеид, более низких 1-рядных лучей (до 27 слоев клеток) с меньшей протяженностью в них 2-рядных участков (до 2 слоев клеток), присутствием до 4 пор на полях перекреста, несколько бо́льшим числом клеток эпителия, выстилающих вертикальные смоляные ходы (до 13—15), и расположением горизонтальных смоляных ходов не только в 2-рядных, но и в 3-рядных лучах.

Древесина *Laricioxylon occidentaloides* (табл. 2), сопоставляемая S. Roy и L. Hills (1972) с древесиной современного вида *Larix occidentalis*, отличается преобладанием 2-рядных супротивных пор на радиальных стенках трахеид, очень низкими 1-рядными лучами (до 10 слоев клеток), наличием иногда до 8 пор на полях перекреста и

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная характеристика анатомического строения ископаемой древесины *Laricioxylon korfiense* sp. nov. и древесин близких современных и ископаемых видов лиственниц

Анатомические признаки	*Laricioxylon korfiense* sp. nov.	*Larix leptolepis* (Будкевич, 1961)	*Larix occidentalis* (Будкевич, 1961)	*Laricioxylon gregussii* (Блохина, 1989)	*Laricioxylon shilkiniae* (Блохина, 1984)	*Laricioxylon occidentaloides* (Roy, Hills, 1972)
Поровость радиальных стенок трахеид:						
1-рядная	+	+	+	+	+	+
2-рядная	+	+	+	+	+	+
Поровость тангентальных стенок трахеид	—	+	+	+	+	—
Крассулы	+	+	+	+	+	+
Горизонтальные стенки древесинной паренхимы:						
гладкие	+	+	+	+	+	—
с узелками (число узелков)	1—2	—	—	1—3(5)	1—2	—
Высота 1-рядных лучей (в слоях клеток)	1—30(40)	1—37	1—25	1—20(35)	1—27	1—10
Количество 2-рядных слоев в 1-рядных лучах	1—6(11)	—	—	1—5(10)	1—2	?
Смоляные ходы						
Количество клеток эпителия:						
в вертикальных ходах	8—10(12)	8—12	8—10	10—12(14)	12—13(15)	8—10
в горизонтальных ходах	6—8(11)	6—12	7—10	5—8(10)	7—9(11)	?
Расположение в лучах:						
2-рядных	+	+	+	+	+	?
3-рядных	—	—	—	—	+	?
1-рядные окончания лучей (в слоях клеток):						
короткое	1—4	1—4	3—8	2—8	2—8	?
длинное	4—14	2—13	4—14	6—15	4—15	?
Количество пор на полях перекреста	1—6	1—6	1—6	1—6	1—4	4—6(8)

Примечание. «+» — признак присутствует, «++» — преобладает, «—» — отсутствует, «?» — нет данных.

отсутствием древесинной паренхимы. Кроме того, в описании этой ископаемой древесины авторы не указали такие важные диагностические признаки, как количество клеток эпителия, выстилающих горизонтальные смоляные ходы, и рядность лучей со смоляными ходами, а также протяженность 1-рядных окончаний в таких лучах. Судя по приведенным изображениям, некоторые горизонтальные смоляные ходы располагаются не только в 2-рядных, но и в 3-рядных лучах. Показан очень крупный горизонтальный смоляной ход, в котором можно насчитать до 20 (хотя и сильно разрушенных) клеток эпителия. Этот смоляной ход располагается в 3-рядном луче, причем с одной стороны его окружает слой из 4 лучевых клеток (Roy, Hills, 1972: pl. III, fig. 15). Такие строение и расположение горизонтальных смоляных ходов встречаются у современного вида *Larix laricina* (Du Roi) C. Koch, весьма широко распространенного сейчас в Канаде и США. Очень низкие лучи (до 12 слоев клеток) наблюдаются только у современных видов *L. potaninii* Batal. (из Китая) и *L. olgensis* A. Henry (из Приморского края). На этом же изображении тангентального среза показан 1-рядный луч, в котором можно насчитать до 15 слоев клеток в высоту. Однако луч показан не полностью, и поэтому неясно, является ли изображенная часть 1-рядным окончанием луча, содержащего смоляной ход, либо частью высокого линейного 1-рядного луча, в последнем случае такие лучи оказываются выше, чем указано в тексте. В древесине вида *L. occidentalis* на полях перекреста имеется не более 4—6 пор (Будкевич, 1961). В древесине современных лиственниц наибольшее количество пор на полях перекреста (до 7) наблюдается у *Larix kamtschatica* (Rupr.) Carr. и в древесине веточек *L. leptolepis* (Будкевич, 1961), хотя Greguss (1955) указывает на присутствие 8 и даже 10 пор на полях перекреста в древесине *L. occidentalis*. Таким образом, можно отметить, что древесина *Laricioxylon occidentaloides* имеет признаки древесин не только *Larix occidentalis*, как указывали Roy и Hills (1972), но и некоторых других современных лиственниц, однако полностью не совпадает ни с одной из них.

Древесина *Laricioxylon gregussii* (табл. 2), сопоставимая в какой-то мере с древесиной *Larix leptolepis*, имеет значительно большее сходство с исследованной древесиной, чем все остальные рассмотренные выше. Тем не менее имеются и некоторые отличия. Так, у *Laricioxylon gregussii* присутствуют поры на тангентальных стенках трахеид, на поперечных стенках древесинной паренхимы имеется до 5 отчетливо выраженных узелков, лучи не выше 35 слоев клеток и несколько большее число клеток эпителия, выстилающих вертикальные смоляные ходы (до 14).

Исходя из всего вышесказанного, изученную древесину целесообразно описать как древесину нового ископаемого вида *Laricioxylon korfiense* sp. nov., указав на некоторое ее сходство с древесиной современных видов лиственниц *Larix leptolepis* и *L. occidentalis*.

Местонахождение. П-ов Камчатка, западное побережье залива Корфа, в 50 м к югу от устья р. Бол. Каменушка (обр. 701/1, 701/4, 701/5, 701/7, 705/2, 705/4 — голотип); р. Бол. Каменушка в 300 м вверх по течению от места впадения р. Мал. Каменушка (обр. 700, 700/1, 700/5, 700/6, 700/10, 700/14, 700/18, 700/23, 700/25, 700/27, 700/28, 702/1, 702/4, 702/8, 702/10, 702/13, 702/15, 716/54); нижнемедвежкинская подсвита, верхняя часть среднего миоцена.

За финансовую поддержку данной работы автор выражает благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований (грант 94-04-11388а) и Международному научному фонду (стипендия Дж. Сороса по проблеме «Биоразнообразие»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М., 1973. 124 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 247).

Бискэ С. Ф. Палеоген и неоген крайнего Северо-Востока СССР. Новосибирск, 1975. 268 с.

Блохина Н. И. Древесина *Laricioxylon shilkiniae* (*Pinaceae*) из верхнего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1498—1501.

Блохина Н. И. Новый вид ископаемой лиственницы, установленный по древесине // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток, 1989. С. 140—144.

Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц. Л., 1972. 96 с. (Комаровские чтения. Вып. 25).

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Боярская Т. Д., Малаева Е. М. Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде. М., 1967. С. 78—170.

Будкевич Е. В. Древесина сосновых. М.—Л., 1961. 151 с.

Васьковский А. П. Новые виды ископаемых хвойных четвертичного возраста, найденные на крайнем Северо-Востоке Азии // Матер. по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Л., 1956. Вып. 10. С. 162—168.

Гладенков Ю. Б., Синельникова В. Н., Шанцер А. Е. и др. Эоцен Западной Камчатки. М., 1991. 183 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 467).

Дорофеев П. И. Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. Л., 1969. 124 с.

Дорофеев П. И. Третичные флоры бассейна р. Омолой // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 41—112.

Криштофович А. Н. Третичная флора залива Корфа на Камчатке // Тр. Дальневосточного геологоразведочного треста. Владивосток, 1934. Вып. 62. С. 1—22.

Криштофович А. Н. Происхождение флоры Ангарской суши // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М., 1958. Вып. 3. С. 7—41.

Синицын В. М. Палеогеография Азии. М.—Л., 1962. 267 с.

Челебаева А. И. Миоценовые флоры Восточной Камчатки. М., 1978. 154 с.

Челебаева А. И., Синельникова В. Н., Егорова И. А., Лупикина Е. Г. Миоценовая флора бухты Нагаева и некоторые вопросы корреляции континентальных отложений Камчатки и Северо-Востока СССР // Стратиграфия и флора континентального неогена Дальнего Востока. М., 1979. С. 30—82. (Матер. к XIV Тихоокеанскому науч. конгр.).

Axelrod D. I. History of the coniferous forests, California and Nevada // Univ. Calif. Publ. Bot. 1976. Vol. 70. P. 1—62.

Axelrod D. I. Age and origin of subalpine forest zone // Paleobiology. 1990. Vol. 16. N 3. P. 360—369.

Axelrod D. I. The Early Miocene Buffalo Canyon flora of Western Nevada // Univ. Calif. Publ. Geol. 1991. Vol. 135. P. 1—76.

Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955. 308 S.

Greguss P. Fossil gymnosperm woods in Hungary from the Permian to the Pliocene. Budapest, 1967. 137 p.

LePage B. A., Basinger J. F. Early Tertiary *Larix* from the Canadian High Arctic // Misk-Ox. 1989. Vol. 37. P. 103—109.

LePage B. A., Basinger J. F. Early Tertiary *Larix* from the Buchanan Formation, Canadian Arctic Archipelago, and a consideration of the phytogeography of the genus // Tertiary Fossil Forest of the Geodetic Hills, Axel Heiberg Island, Arctic Archipelago. 1991. P. 67—82. (Geol. Survey of Canada. Bull. N 403).

Ostenfeld C. H., Larsen C. S. The species of the genus *Larix* and their geographical distribution // Det. Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd. 1930. Vol. 9. N 2. P. 1—107.

Roy S. K., Hills L. V. Fossil woods from the Beaufort Formation (Tertiary), northwestern Banks Island, Canada // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. N 12. P. 2637—2648.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 24 X 1994

SUMMARY

Description of a new species *Laricioxylon korfiense* sp. nov. identified by the anatomical patterns of the fossil wood is given. The petrified wood fragments were collected from the Middle Miocene deposits exposed on the western coast of Korf Bay (Kamchatka). This fossil wood is compared with the wood of living larches — *Larix occidentalis* Nutt. and *L. leptolepis* (Sieb. et Zucc.) Gord. Localities of the fossil larches these living species are compared.

УДК 582.669.2 Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

© С. С. Иконников

О ДВУХ ВИДАХ РОДА *MINUARTIA* (*CARYOPHYLLACEAE*)

S. S. IKONNIKOV. ON TWO SPECIES OF THE GENUS *MINUARTIA* (*CARYOPHYLLACEAE*)

Приведены диагнозы 2 видов из рода *Minuartia*, ранее опубликованных Б. К. Шишкиным (1956) во 2-м томе «Флоры Армении» только на русском языке, в таблице для определения.

При изучении видов рода *Minuartia* L. (*Caryophyllaceae*) для «Флоры Восточной Европы» были выявлены 2 вида этого рода с территории Армении, опубликованные Б. К. Шишкиным (1956) во «Флоре Армении», в ключе на русском языке, что, согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (International..., 1994), не является действительным обнародованием.

Просмотрев типовые образцы этих видов, полученные от заведующего Ереванским гербарием В. Е. Аветисян,[1] мы удостоверились в их самостоятельности, поэтому считаем необходимым опубликовать оба вида, относящихся к секции *Acutiflorae* (Fenzl) Hayek.

1. Minuartia armena Schischk. ex Ikonn. sp. nov.

Planta perennis, caespitulos plus minusve densos formans. Caules floriferi numerosi herbacei 20—25 cm alti ramosissimi ramis oblique ascendentibus, breviter glanduloso-pilosi; turiones steriles in axillis caudiculorum oriundi. Folia 8—10 mm lg. et 0.5—1.0 mm lt., 3-nervia, acuta villoso-glandulosa margine ciliata. Inflorescentia (dichasium) 5—15-flora; bracteae triangulares herbaceae. Pedicelli villoso-glandulosi 4—7 mm lg. Sepala ovata acuta, 3-nervia, 2.5—3.5 mm lg. Petala oblonga alba glanduloso-pilosa, calyce vulgo sublongiora. Capsula oblonga, 3—4 mm lg., calyce sublongior. Semina fusco-brunnea plana, orbiculata, tuberculata 0.8—0.9 mm in diam. Fl. VII—VIII. Fr. IX.

Typus: Armenia, districtus Talinsky, prope pag. Areg (in monte Bogutlu — brachio montis Aragatz) in fissuris rupium ad declivia boreale-occidentalia, 2000 m s.m., 2 IX 1953, J. Mulkidjanian (ERE — N 58660; iso — LE).

Affinitas. Species *Minuartiae glandulosae* (Boiss. et Huet) Bornm. et *M. gracili* McNeill proxima, sed pedicellis brevibus (4—7 mm lg. nec 10—15 mm lg.) ab eis differt.

Многолетнее растение, образующее более или менее плотную дерновинку. Стебли травянистые, 20—25 см выс., многочисленные, коротко железисто-опушенные, ветвистые, с косо вверх направленными ветвями; бесплодные побеги густо олиственные, в пазухах укороченных побегов. Листья 8—10 мм дл., 0.5—1.0 мм шир., с 3 жилками, острые, железисто-опушенные. Цветки в малоцветковых дихазиях (по 5—15 цветков). Прицветники треугольные, травянистые. Цветоножки 4—7 мм дл., железисто-опушенные. Чашелистики железисто-опушенные, 2.5—3.5 мм дл., яйцевидные, острые, с 3 жилками. Лепестки белые, продолговатые, чуть длиннее чашечки. Коробочка продолговатая, 3—4 мм дл., чуть длиннее чашечки. Семена темно-коричневые, округлые, плоские, 0.8—0.9 мм в диам., бугорчатые. Цв. VII—VIII. Пл. IX.

Тип: Армянская ССР, Талинский р-н, близ сел. Арег (гора Богутлу — отрог горы Арагац), в расщелине скалы на северо-западном склоне, 2000 м над ур. м., 2 IX 1953, Я. Мулкиджанян (ERE — № 58660; изотип — LE).

Наш вид близок *Minuartia gladnulosa* (Boiss. et Huet) Bornm. и *M. gracilis* McNeill, но хорошо отличается от них короткими цветоножками (4—7, а не 10—15 мм дл.).

2. Minuartia daralagexica Schischk. ex Ikonn. sp. nov.

Planta perennis caespitulos plus minusve densos formans. Caules numerosi herbacei

---

[1] Автор пользуется случаем и благодарит В. Е. Аветисян за предоставленную возможность исследовать образцы, по которым Б. К. Шишкин выделил эти виды.

15—20 cm alti superne parcissime glandulosi, inferne glabri ramosissimi; turiones steriles in axillis caudiculorum oriundi. Folia anguste linearia 3-nervia ca 10 mm lg. et 0.5 mm lt., acuta, glabra. Bracteae herbaceae triangulares 1—3 mm lg. Pedicelli villoso-glandulosi 3—5 mm lg. Sepala villoso-glandulosa 3-nervia, 2—3 mm lg. ovata, acuta. Petala alba, oblonga 3—4 mm lg.; corolla calyce sesque longior. Capsula calyce longior, oblonga 3—4 mm lg. Semina pallide brunnea parvi tuberculata 0.2—0.3 mm in diam. Fl. VIII. Fr. VIII.

Typus: Armenia, Daralagez, inter pag. Chashik et Gnishek, 27 VIII 1944, Sh. Aslanian et R. Karapetian (ERE — N 30968; iso — LE).

Affinitas. Species *M. glandulosae* (Boiss. et Huet) Bornm. proxima, sed pedicellis brevibus (3—5 mm lg. nec 10—15 mm lg.) differt.

Многолетнее растение, образующее более или менее плотную дерновинку. Стебли травянистые, 15—20 см выс., многочисленные, в нижней части голые, в верхней слабо железисто-опушенные, коротковетвистые; бесплодные побеги густо олиственные, в пазухах укороченных побегов. Листья узколинейные, около 10 мм дл. и 0.5 мм шир., с 1 жилкой, острые, голые. Цветоножки железисто-опушенные, 3—5 мм дл.; прицветники треугольные, травянистые, 1—3 мм дл. Чашелистики железисто-опушенные, 2—3 мм дл., с 3 жилками, яйцевидные, острые. Лепестки белые, продолговатые, 3—4 мм дл., в 1.5 раза длиннее чашечки. Коробочка продолговатая, 3—4 мм дл., длиннее чашечки. Семена светло-коричневые, 0.2—0.3 мм в диам., мелкобугорчатые. Цв. VIII. Пл. VIII.

Тип: Армянская ССР, Даралагез, по дороге между сел. Хачик и Гнишек, 27 VIII 1944, Ш. Асланян и Р. Карапетян (ERE — № 30968; изотип — LE).

Наш вид близок *M. glandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm., но хорошо отличается от него короткими цветоножками (3—5, а не 10—15 мм дл.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Шишкин Б. К. Род *Minuartia* L. // Флора Армении. Ереван, 1956. Т. 2. С. 54—71.

International code of botanical nomenclature (Tokyo code). Germany, Königstein, 1994. (Regnum vegetabile. Vol. 131).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 XII 1995

УДК 561 (116.2.) : 582.46

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

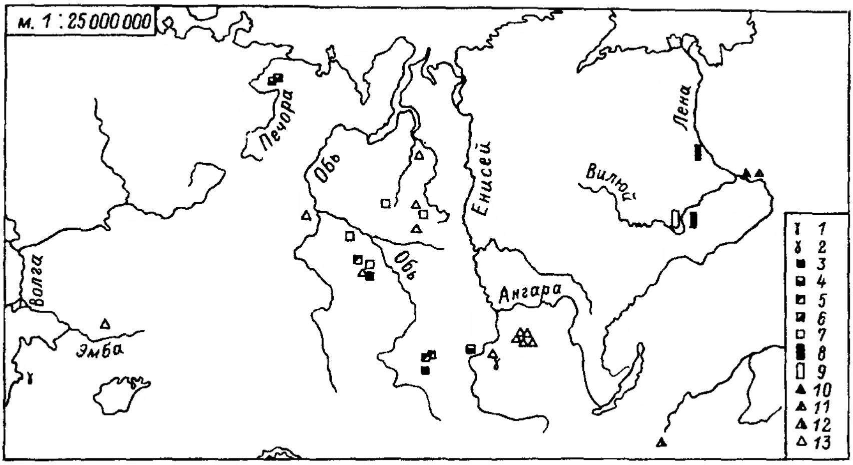
© Т. А. Травина

СИСТЕМАТИКА РОДА *LEPTOTOMA* (*GINKGOALES*)

T. A. TRAVINA. THE SYSTEMATICS OF THE GENUS *LEPTOTOMA* (*GINKGOALES*)

Подведены итоги изучения систематики рода *Leptotoma* (*Ginkgoales*), основанной на признаках строения эпидермы листьев. Из юрских и нижнемеловых отложений известны 12 видов *Leptotoma*: 10 из них встречены на территории Сибири, 1 — на севере Русской платформы и 1 — в Западном Казахстане. Описаны 2 новых вида рода *Leptotoma* — *L. borealis* и *L. prynadae*.

Род *Leptotoma* был установлен в 1979 г. (Киричкова, Самылина, 1979) по листьям гинкговых со следующим диагнозом: «Листья клиновидные, до вееровидных, с тонким, хорошо выраженным черешком. Листовая пластинка 3—5-кратно дихотомически рассечена на узкие сегменты более или менее равной ширины по всей длине листа. Наиболее глубокий срединный вырез рассекает листовую пластинку вплоть до



Распространение видов рода *Leptotoma*.

1 — L. longipapillata, 2 — L. prynadae, 3 — L. sibirica, 4 — L. tenuis, 5 — L. batjaeviae, 6 — L. rossica, 7 — L. borealis, 8 — L. lenaensis, 9 — L. vilujensis, 10 — L. slastenowii, 11 — L. latifolia, 12 — L. krysthofovichii. 13 — Leptotoma sp.

черешка. Сегменты листа толстые, в сечении четырехгранные, близкие к трапециевидным. Листья амфистоматные. Основные клетки эпидермы образуют более или менее хорошо выраженные ряды. Устьица гаплохейльные, располагаются на нижней и боковых поверхностях листа, а также в краевых зонах его верхней поверхности. Ориентация устьиц беспорядочная, с тенденцией к преобладанию продольной ориентации» (Киричкова, Самылина, 1979 : 1532). Кроме типового вида *Leptotoma lenaensis* Kiritch. et Samyl., происходящего из позднеюрских отложений бассейна р. Лены, в этой же работе авторами описаны еще 2 вида — *L. longipapillata* Kiritch. et Samyl. из среднеюрских отложений п-ова Мангышлак и *L. vilujensis* Kiritch. et Samyl. из нижнемеловых отложений бассейна р. Лены.

В последующие годы были описаны еще 7 видов рода *Leptotoma* (Сребродольская, Самылина, 1984; Киричкова, 1985; Киричкова и др., 1989, 1992; Самылина, Маркович, 1991) — *L. kryshtofovichii* Srebrod. et Samyl., *L. slastenowii* Kiritch., *L. latifolia* Kiritch., *L. rossica* Kiritch. et Chram., *L. tenuis* Samyl., *L. batjaeviae* Kiritch., *L. sibirica* Kiritch. et Batjaeva (см. рисунок).

По морфологическим особенностям листья рода *Leptotoma* близки рассеченным листьям родов *Ginkgo* и *Baiera*. Изолированные сегменты листьев *Leptotoma* по морфологии не отличимы и от листьев *Czekanowskia*, у которых тоже дихотомически рассеченная на узкие сегменты листовая пластинка и четырехгранная (в поперечном сечении) форма сегментов. Определенное морфологическое сходство имеется и с некоторыми листьями *Sphenobaiera* (*S. sibiriensis* Kiritch. et Batjaeva (Киричкова и др., 1992), *S. uninervis* Samyl. (Самылина, 1963)).

По морфологическим признакам (изолированным, сильно рассеченным на узкие сегменты листьям), особенностям строения эпидермы и устьичного комплекса (Киричкова, Самылина, 1979) листья рода *Leptotoma* обоснованно были отнесены к листьям *Ginkgoales*.

В целом листья *Leptotoma* отличаются от листьев других гинкговых главным образом особенностями строения эпидермы: четырехгранной (в поперечном сечении) формой сегментов, амфистоматностью, приуроченностью устьиц верхней поверхности листа к краевым зонам. От листьев *Czekanowskiales* листья *Leptotoma* отличаются беспорядочной ориентацией устьиц. Поэтому для определения листьев *Leptotoma* необходимо изучать развернутые кутикулярные пленки, показывающие всю ширину сегмента и особенности топографии эпидермы.

Материалом для данной статьи послужили отпечатки и фитолеймы листьев *Leptotoma* из более чем 20 местонахождений из скважин Западной Сибири и Канско-Ачинского бассейна, а также из обнажения по р. Рыбной (правому притоку р. Кан).

Анализ имеющегося материала с учетом опубликованных данных позволяет еще раз подтвердить, что листья *Leptotoma*, так же как и листья всех гинкговых, не собраны в пучок. В породе остатки листьев *Leptotoma* находятся чаще всего в виде фрагментов отдельных сегментов, представляющих собой довольно плотные фитолеймы. Остатки полных листьев редки в отличие от листьев *Czekanowskia*, которые обычно встречаются в виде скоплений отдельных пучков и листьев. Такие морфологические признаки, как длина листьев, кратность их дихотомии, наблюдать почти не удается. Единственный морфологический признак, который можно наблюдать, — ширина сегментов. Но у большинства известных видов ширина сегментов варьирует в очень небольших пределах (1—2 мм). Лишь листья *L. latifolia* (Киричкова, 1985) имели более широкие сегменты (до 3 мм), а листья *L. longipapillata* — наиболее узкие (от 0.6 до 1 мм) (Киричкова, Самылина, 1979). Однако даже на обрывочном материале при наличии небольших кусочков фитолейм принадлежность листьев роду *Leptotoma* легко установить по своеобразному сочетанию эпидермальных признаков — амфистоматности, отсутствию устьиц в центральной зоне верхней эпидермы и беспорядочной ориентации устьиц (это эпидермальные признаки родового ранга). К эпидермальным признакам видового ранга могут быть отнесены следующие: характер и частота расположения устьиц, форма основных клеток, характер клеточных стенок, наличие или отсутствие и характер трихомных образований.

У всех известных видов *Leptotoma* на нижней поверхности листа устьица собраны в прерывистые ряды или беспорядочно рассеяны, лишь у вида *L. rossica* (Киричкова и др., 1989) они собраны в полосы. Для устьичных рядов нижней эпидермы характерны короткие полигональные клетки, часто встречаются сплюснутые клетки или их цепочки.

На верхней поверхности листа в краевых зонах присутствуют от 1 до 4 прерывистых рядов устьиц. В центральной зоне скорее всего в зависимости от места расположения на листе иногда могут наблюдаться единичные устьица или короткий ряд из 2—3 устьиц.

Боковые эпидермы обычно узкие (до 10 рядов клеток), с 1—2 прерывистыми рядами устьиц, и только у *L. rossica* (Киричкова и др., 1989) и нового вида *L. prynadae* Travina боковые эпидермы широкие (до 30—35 рядов клеток).

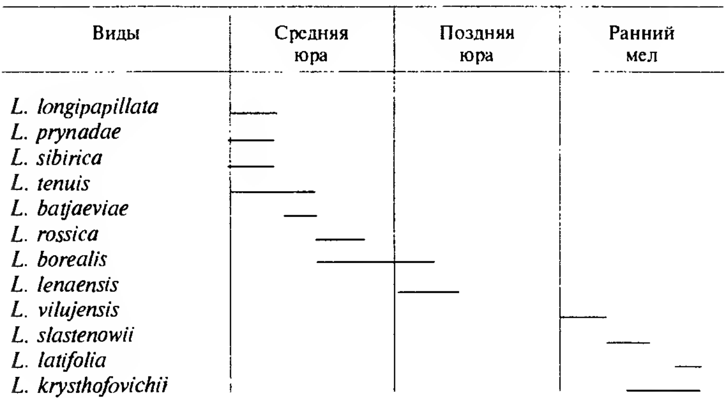
Стенки основных клеток чаще прямые, но известны виды и с мелкоизвилистыми стенками (*L. vilujensis*, *L. kryshtofovichii*) (Киричкова, Самылина, 1979; Сребродольская, Самылина, 1984) или с четковидно утолщенными стенками (*L. borealis* Travina sp. nov., *L. tenuis*) (Самылина, Маркович, 1991).

У основных клеток эпидермы многих известных видов *Leptotoma* встречаются бородавочки, кутикулярные валики и папиллы.

Устьичные комплексы состоят из 2 погруженных замыкающих клеток, которые можно видеть через вход в устьичную ямку, и 4—8 побочных клеток. Побочные клетки иногда отличаются более сильной кутинизацией (*L. latifolia*, *L. slastenowii*) (Киричкова, 1985). Характерной особенностью стенок побочных клеток является то, что они со стороны устьичной щели очень часто утолщены и образуют кутикулярный валик или складку вокруг входа в устьичную ямку. Иногда также побочные клетки несут папиллы, нависающие над входом в устьичную щель.

Более половины известных видов (с учетом 2 новых) пока выделено на основе материала, происходящего из одного местонахождения (*L. vilujensis*, *L. longipapillata*, *L. slastenowii*, *L. latifolia*, *L. kryshtofovichii*, *L. tenuis*, *L. prynadae*). Но некоторые виды известны уже из нескольких местонахождений. Листья *L. sibirica* и *L. batjaeviae* нами встречены, помимо Кузбасса, в керне ряда скважин юга Западной Сибири (Томская обл.). Эти виды имеют ограниченное вертикальное по разрезу распространение, что дает возможность использовать их для стратиграфических целей (см.

Стратиграфическое распространение видов рода *Leptotoma*



таблицу). Из видов, приведенных в таблице, наибольшее распространение получил *L. borealis*, который встречен в 4 скважинах Западной Сибири, достаточно удаленных друг от друга: на юге — в отложениях васюганской свиты (келловей—оксфорд) Томской обл., в Широтном и среднем Приобье — в отложениях верхней подсвиты тюменской свиты (бат?). Вместе с листьями *L. borealis* в скв. Р-18 Асомкинской площади (Широтное Приобье), по устному сообщению Н. К. Могучевой, обнаружены *Coniopteris* cf. *burejensis* (Zalessky) Sew., *C. hymenophylloides* (Brongn.) Sew., *C.* cf. *furssenkoi* Pryn., *Nilssonia compta* (Phill.) Brongn., *N. majskajae* Bystr., *N.* cf. *gracillima* Pryn., *N. vittaeformis* Pryn., *Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia* Heer, *Pagiophyllum setosum* (Phill.) Sew., *Pityophyllum* ex. gr. *nordenskioldii* (Heer) Nath., *Pityospermum* cf. *karataviensis* Tur.-Ket., *P.* cf. *pachypteron* Pryn., *Samaropsis* sp., *Carpolithes karatavicus* Tur.-Ket., *C. cintus* Heer. Кроме того, нами из этой же скважины определены *Phoenicopsis angustifolia* Heer, *Phoenicopsis* sp., *Baiera* sp. В скв. Р-141 Вынгапуровской площади (Среднее Приобье), также по устному сообщению Могучевой, вместе с *Leptotoma borealis* найдены *Equisetites lateralis* (Phill.) Phill., *Coniopteris hymenophylloides* (Brongn.) Sew., *C. simplex* (Lindl. et Hutton) Harris, *C.* cf. *vialovii* Tur.-Ket., *C. porcina* Brick, *Raphaelia* cf. *stricta* Vachr., *Nilssonia* ex gr. *lobatidentata* Vassilevsk., *Czekanowskia* ex gr. *rigida* Heer, *Samaropsis* sp., *Ixostrobus* cf. *smidtianus* (Herr) Krassil. Остатки этих растений происходят из верхней подсвиты тюменской свиты, возраст которой по встреченному здесь комплексу растений определяется в пределах средней юры (условно — бат). В скв. Р-446 Западно-Останинской площади (Томская обл.) вместе с *Leptotoma borealis* встречены *Coniopteris latilobus* Bystr., *Marattiopsis* sp., *Cladophlebis denticulata* (Brongn.) Font., *C.* aff. *lineifolia* Kiritch. Остатки этих растений происходят из васюганской свиты, возраст которой по фауне аммонитов и фораминифер из морских прослоев установлен в пределах келловея—оксфорда (Стратиграфический словарь..., 1978).

В обнажениях по р. Рыбной в Канском бассейне на дневную поверхность выходят отложения нижней части камалинской свиты. Здесь вместе с листьями *Leptotoma prynadae* встречены многочисленные остатки растений, среди которых определены следующие таксоны: *Equisetites lateralis* (Phill.) Phill., *E.* cf. *turgaicus* (Vladimir.) Kiritch., *Coniopteris spectabilis* Brick, *Coniopteris* sp., *Lobifolia* sp., *Cladophlebis* sp., *Raphaelia diamensis* Sew., *Nilssonia iniqua* Kiritch., *Ginkgo* sp., *Baiera* sp., *Czekanowskia rigida* Heer, *Phoenicopsis dentata* Pryn., *P. grandipapillosa* Kiritch. et Moskv., *P. markovichiae* Kiritch. et Schishkina, *Stenorachis* (?) *clavatus* Nath., *Schizolepis* sp., *Pseudotorellia* sp. Возраст отложений определяется в пределах начала средней юры (аален?; Киричкова, Травина, 1990).

Значительное количество остатков листьев рода *Leptotoma* нашей коллекции происходит из скважин Западной Сибири и Канско-Ачинского бассейна. В основном это фрагменты отдельных сегментов, найденные на значительных глубинах, их плохая сохранность позволяет сделать определения только до рода. Достаточно частая встречаемость остатков листьев *Leptotoma* в юрских и нижнемеловых отложениях Сибири свидетельствует о том, что на этой территории род *Leptotoma* имел широкое распространение и, видимо, являлся одним из компонентов хвойно-чекановскиевых тафоценозов.

Далее приведены описания 2 новых видов рода *Leptotoma*. Описание эпидермы проводилось по методике, разработанной В. А. Самылиной и А. И. Киричковой (1991). Коллекция хранится в отделе стратиграфии и палеонтологии Всероссийского научно-исследовательского геологоразведочного института (ВНИГРИ). Фотографии отпечатков сделаны В. В. Карпычевой (ВНИГРИ), микрофотографии — автором с участием Карпычевой.

Род *Leptotoma* Kiritch. et Samyl., 1979

Leptotoma borealis Travina sp. nov.

(табл. I, *1—7*)

Diagnosis. Leaf petiolate, lamina forking numerously to give rise narrow segments, about 1—1.5 mm wide, tetrahedral. Stomata occurring on lower (4—8 interrupted stomatal rows), on lateral sides (1—2 stomatal rows) of epidermis and in marginal zone on upper epidermis (2—3 stomatal rows in each zone). Cell walls are straigt with interrupted thickenings. Trichomes absent. Subsidiary cells (4—7) of stomatal complexes with unthickened outer walls, often papillae.

Holotype. WNIGRI, N 1112/38; Western Siberia, Asomkinskian area, well P-18, interval 3005—3020 m, upper part of tjumenian suite, Middle Jurassic (Bathonian?).

Диагноз. Листья черешковые, многократно рассеченные на узкие сегменты 1—1.5 мм шир.; четырехгранные. Устьица располагаются в нижней (4—8 прерывистых рядов), боковых (1—2) и краевых зонах верхней (2—3 в каждой) эпидермы. Стенки клеток прямые, с четковидными утолщениями. Трихом нет. Побочные клетки устьичных комплексов (4—7) не кутинизированы, часто с папиллами.

Голотип. ВНИГРИ, № 1112/38; Западная Сибирь, Асомкинская площадь, скв. Р-18, глубина 3005—3020 м; верхняя подсвита тюменской свиты, средняя юра (бат?).

Описание. Листья черешковые, многократно рассеченные (3 раза и, возможно, более) на сегменты 1—1.5 мм шир. Полная длина листьев неизвестна, но превышает 7 см, дихотомия сегментов наблюдается на расстоянии 1—4 см.

Верхняя эпидерма в центральной зоне сложена узкими, реже широкими удлиненными клетками; устьица чаще отсутствуют либо встречаются единично, редко — короткий ряд из 2—3 устьиц. Устьица сконцентрированы в краевых зонах, где образуют от 2 до 3 прерывистых рядов в каждой зоне. Устьица в рядах широко расставлены. Основные клетки в устьичных рядах представлены преимущественно широкими удлиненными клетками, короткими, иногда сплюснутыми клетками.

На нижней эпидерме устьица расположены в прерывистых рядах, число которых на ширину эпидермы варьирует от 4 до 8 (чаще 4—6). Основные клетки короткие, изодиаметрические, иногда встречаются цепочки сплюснутых клеток. В безустьичных полосах основные клетки удлиненные (широкие и узкие).

Боковые эпидермы узкие (из 10—20 рядов клеток), сложены широкими и узкими удлиненными клетками, с 1—2 прерывистыми рядами устьиц.

Стенки основных клеток устьиц прямые, с четковидными утолщениями. Утолщения, срастаясь, иногда образуют продольные кутикулярные ребра.

Трихомные образования на всех основных клетках эпидермы отсутствуют.

Устьичные комплексы широкие, чаще с изломанным несимметричным контуром. Побочных клеток 4—7, по степени кутинизации они не отличаются от основных клеток эпидермы. Наружные стенки побочных клеток со стороны устьичной щели, особенно в краевых зонах верхней эпидермы, сильно утолщены и образуют кутикулярный валик вокруг входа в устьичную ямку. Кроме того, побочные клетки часто снабжены папиллами, направленными в сторону входа в устьичную ямку, но не прикрывающими его. В целом устьица чаще ориентированы вдоль длинной оси сегмента, иногда — наклонно к ней. Размеры устьичного комплекса 21—29 × 43—99 мкм.

Замечания. Отличительным признаком листьев нового вида является отсутствие трихом. Листья *L. sibirica* (Киричкова и др., 1992) из верхнеосиновской подсвиты (аален?) Кузбасса отличаются меньшим количеством устьичных рядов (3—4) на ширину нижней эпидермы и в целом большей их невыдержанностью, а устьица в рядах расположены более неравномерно и не ориентированы. У листьев *L. tenuis* (Самылина, Маркович, 1991) из итатской свиты (аален—байос?) Назаровского месторождения угля Канско-Ачинского бассейна все элементы эпидерм в 1.5—2 раза крупнее, чем у нового вида, клетки короткие, изодиаметрические, в устьичных рядах часто сплюснутые.

Местонахождения. Западная Сибирь: Западно-Останинская площадь, скв. Р-446, глубина 2528.0—2535.5 м, васюганская свита, келловей—оксфорд; Вынгапуровская площадь, скв. Р-141, глубина 3132—3140 м; Холмистая площадь, скв. Р-651, глубина 3090—3110 м, верхняя подсвита тюменской свиты (бат?).

Leptotoma prynadae Travina sp. nov.

(табл. II, *1*—*6*)

Diagnosis. Isolated segments of leaf about 1 mm wide, tetrahedral. Stomata occurring on lower (10—11 interrupted stomatal strips), lateral (3—5 stomatal strips) epidermis and in marginal zone of upper epidermis (1—3 stomatal strips in each zone). Cell walls are straigt, slightly sinuous. Cells of lower epidermis with thicker cutinized centres. Subsidiary cells (4—7) of stomatal complexes unthickened, bear single papilla. Inner walls of subsidiary cells thickened forming rim around stomatal pit.

Holotype. WNIGRI, N 27/6; Krasnoyarsk region, Kansk coal bassin, Ribnaya river; lower part of kamalian suite, Middle Jurassic (Aalenian?).

Диагноз. Изолированные сегменты листьев 1 мм шир. Сегменты четырехгранные. Устьица располагаются в нижней (10—11 прерывистых рядов), боковых (3—5) и краевых зонах (по 1—3 устьица) верхней эпидермы. Стенки клеток прямые, мелкоизвилистые. На нижней эпидерме имеются бородавочки. Побочные клетки устьичных комплексов (4—7) не кутинизированы, с папиллами. Стенки побочных клеток со стороны устьичной щели утолщены, образуют кутикулярный валик.

Голотип. ВНИГРИ, № 27/6; Красноярский край, Канский угольный бассейн, р. Рыбная; нижняя часть камалинской свиты, начало средней юры (аален?).

Описание. Имеется несколько фрагментов листьев около 1 мм шир.

Верхняя эпидерма в центральной зоне сложена короткими и широкими удлиненными клетками, устьица обычно отсутствуют, местами встречаются единично. В краевых зонах наблюдается 1—3 прерывистых ряда устьиц. Основные клетки в устьичных рядах короткие, сплюснутые.

На нижней эпидерме устьица образуют невыдержанные ряды, число которых на ширину эпидермы 10—11. Основные клетки короткие, изодиаметрические, часто встречаются цепочки сплюснутых клеток. Безустьичные полосы плохо выражены, сложены 2—4 рядами удлиненных клеток (коротких и широких форм).

Боковые эпидермы очень широкие (до 35 рядов клеток), клетки изодиаметрические, реже удлиненные (короткие и широкие формы); присутствует 3—5 прерывистых рядов устьиц.

Стенки основных клеток прямые, местами мелкоизвилистые, углы между стенками часто приостренные. На основных клетках нижней эпидермы иногда наблюдаются нечеткие бородавочки.

Устьичные комплексы широкие, с изломанными, реже плавными контурами, более вытянутые на верхней и боковой эпидермах. Редко встречаются смежные устьичные комплексы. Побочных клеток 4—7, по степени кутинизации они не отличаются от основных клеток эпидермы. Стенки побочных клеток со стороны устьичной щели утолщены и образуют кутикулярный валик или (чаще) снабжены утолщенными папиллами, направленными в сторону устьичной щели, но не прикрывающими ее полностью. Папиллы на побочных клетках более сильно выражены на нижней эпидерме. Размеры устьичного комплекса 20—36 × 31—58 мкм.

Замечания. Из известных видов *Leptotoma* лишь у *L. rossica* (Киричкова и др., 1989) из сысольской свиты бассейна р. Печоры такие же широкие боковые эпидермы. Но листья *L. rossica* отличаются иной топографией эпидерм (полосами на нижней эпидерме) и прямыми стенками клеток, входом в устьичную ямку, оконтуренным только кутикулярной складкой. Листья *L. vilujensis* (Киричкова, Самылина, 1979) из нижнемеловых отложений бассейна р. Лены отличаются меньшим количеством устьичных рядов на нижней эпидерме, более узкими боковыми эпидермами (7—10 рядов клеток). От листьев *L. tenuis* (Самылина, Маркович, 1991) из итатской свиты (аален—байос?) Канско-Ачинского бассейна листья нового вида отличаются прежде всего присутствием трихом на основных клетках нижней эпидермы.

Местонахождение. См. голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киричкова А. И. Фитостратиграфия и флора юрских и нижнемеловых отложений Ленского бассейна. Л., 1985. 223 с.

Киричкова А. И., Батяева С. К., Быстрицкая Л. И. Фитостратиграфия юрских отложений юры Западной Сибири. М., 1992. 216 с.

Киричкова А. И., Самылина В. А. Об особенностях листьев некоторых мезозойских гинкговых и чекановскиевых // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1529—1538.

Киричкова А. И., Травина Т. А. Фитостратиграфия юрских отложений Канского угленосного бассейна // Био- и литостратиграфия мезозоя нефтегазоносных районов СССР. Л., 1990. С. 69—94.

Киричкова А. И., Чирва С. А., Храмова С. Н. Флора средней юры бассейна р. Печоры // Фитостратиграфия и морфология спор древних растений нефтегазоносных провинций СССР. Л., 1989. С. 30—40.

Самылина В. А. Мезозойская флора нижнего течения р. Алдан // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1963. Вып. 4. С. 58—138.

Самылина В. А., Киричкова А. И. Род *Czekanowskia* (систематика, история, распространение, значение для стратиграфии). Л., 1991. 139 с.

Самылина В. А., Маркович Е. М. О юрской флоре Назаровского угольного месторождения (Западная Сибирь) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 322—333.

Сребродольская И. Н., Самылина В. А. Два новых раннемеловых вида гинкговых из Восточного Забайкалья // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1984. Т. 27. С. 190—199.

Стратиграфический словарь мезозойских и кайнозойских отложений Западно-Сибирской низменности. Л., 1978. 183 с.

Всероссийский нефтяной
научно-исследовательский
геологоразведочный институт
Санкт-Петербург

Получено 16 V 1995

SUMMARY

The results of the research into the systematics of the genus *Leptotoma* (*Ginkgoales*) based on the structure of leaf epidermis are presented. 12 species of *Leptotoma* are known in the Jurassic and Lower Cretaceous sediments; ten of which occur in Siberia, one in the north of Russian plattform and one in western Kazakhstan. Two new species of the genus *Leptotoma* are described, *L. borealis* Travina sp. nov. and *L. prynadae* Travina sp. nov.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.912.46 : 581.9 (470.22)

© **Т. Ю. Дьячкова, В. А. Бакалин**

CHIMAPHILA UMBELLATA (*ERICACEAE*) В КАРЕЛИИ

T. Yu. DIACHKOVA, V. A. BACALIN. *CHIMAPHILA UMBELLATA* (*ERICACEAE*) IN KARELIA

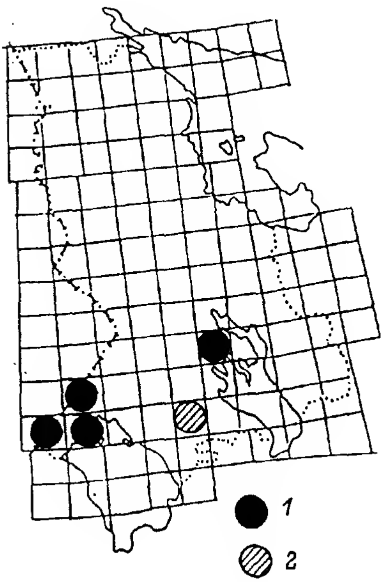
Сообщается о новом местонахождении *Chimaphila umbellata* в Карелии.

Зимолюбка зонтичная *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton — зимнезеленый полукустарничек с кожистыми листьями из сем. *Ericaceae* подсем. *Pyroloideae*. Этот бореальный голарктический вид произрастает в сухих светлохвойных лесах. В России ареал вида включает в себя лесную зону европейской части, Западную и Восточную Сибирь, Дальний Восток. Общее распространение — юг Скандинавии, Прибалтика, Китай, Япония, Северная Америка.

В Карелии *C. umbellata* находится на северной границе ареала и включен в список редких и нуждающихся в охране высших сосудистых растений (Кравченко, Кузнецов, 1993), подлежит охране и на сопредельных территориях в Ленинградской и Архангельской областях.

В июле 1995 г. было обнаружено новое местонахождение *C. umbellata* на берегу оз. Шотозеро (33°07′ в. д., 61°46′ с. ш.). Небольшая популяция (18 особей, из них 3 в генеративном состоянии) была найдена в молодом осиннике, возникшем на месте вырубленного соснового леса. Древесный ярус образован *Populus tremula* L., кустарниковый — *Salix caprea* L., *Rubus idaeus* L. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Rubus saxatilis* L., *Oxalis acetosella* L., в небольшом обилии представлены *Deschampsia flexuosa* (L.) Nees, *Fragaria vesca* L. Из мхов куртинками произрастают *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hodw.) Warnst. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

На рисунке показаны ранее известные (*1*) (Hultén, 1971; Раменская, 1983) и новое (*2*) местонахождения в унифицированной для Европы сетке квадратов 50 × 50 км (UTM), использованной при составлении «Атласа флоры Европы» (Atlas Florae Europaea, 1972—1994). Ближайшие местонахождения *C. umbellata* — заповедник «Кивач» (около 50 км на северо-восток) и Приладожье (150—200 км на запад).



Местонахождения *C. umbellata* в Карелии.

1, *2* — объяснения в тексте.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Редкие и нуждающиеся в охране высшие сосудистые растения Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 92—107.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Hultén E. Atlas over vaxternas utbrending i Norden. Stockholm, 1971. 531 p.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 5 XII 1995

SUMMARY

On the new location of *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton in Karelia is informed.

УДК 582.572.2 : 581.9 (470.23)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

© **Е. А. Глазкова (Краснощекова)**

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДАХ РАСТЕНИЙ С ОСТРОВОВ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

E. A. GLAZKOVA (KRASNOSCHOKOVA). ON SOME RARE PLANT SPECIES IN THE ISLANDS OF EASTERN PART OF THE GULF OF FINLAND

Сообщается о некоторых редких видах, обнаруженных автором на островах восточной части Финского залива (Гогланд, Малый, Мощный, Бол. Тютерс).

Острова восточной части Финского залива (см. рисунок) Гогланд, Малый, Мощный, Бол. и Мал. Тютерс, Сескар являются крайне слабо изученным с ботанической точки зрения районом Ленинградской обл. До Второй мировой войны острова

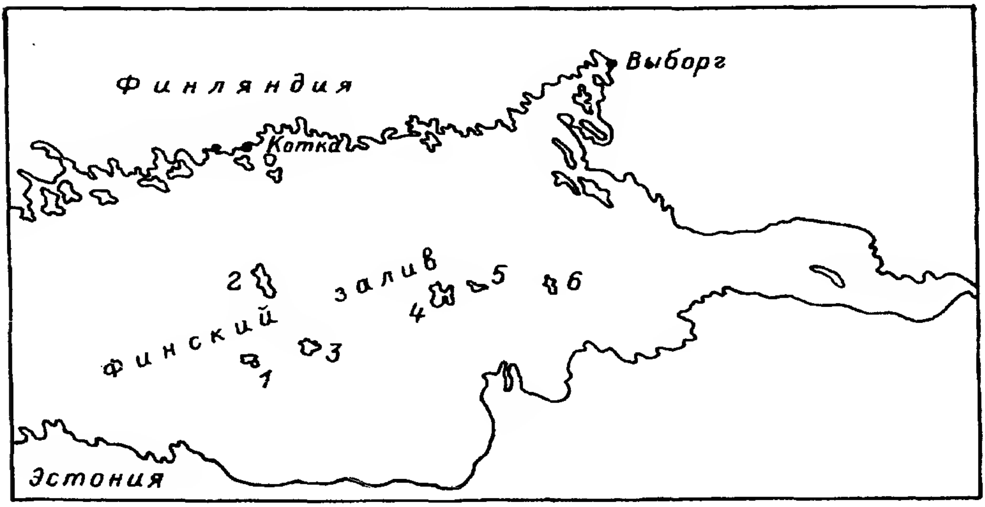


Схема расположения островов восточной части Финского залива.

Острова: *1* — Мал. Тютерс, *2* — Гогланд, *3* — Бол. Тютерс, *4* — Мощный, *5* — Малый, *6* — Сескар.

принадлежали Финляндии. Первым ботаником, изучавшим флору островов восточной части Финского залива, был A. Schrenk (1841). Позже, с конца XIX в. до 30-х годов XX в., флористические исследования на территории островов проводились финскими ботаниками. В результате был опубликован ряд ботанических статей (Brenner, 1871, 1885; Saelan, 1900; Olsoni, 1926, 1936). После Второй мировой войны острова не исследовались вплоть до 1992 г. (Lampinen, Uotila, 1995).

Летом 1994—1995 гг. автор данной работы посетила некоторые из островов восточной части Финского залива (Гогланд, Малый, Мощный, Бол. Тютерс) с целью изучения их флоры. Далее приведены сведения, касающиеся наиболее редких видов, обнаруженных нами на островах. Редкость или новизну находок мы определяли по составленному нами списку видов, включающему в себя данные опубликованных и неопубликованных работ. Виды расположены в алфавитном порядке. Номенклатура соответствует последней сводке С. Е. Черепанова (1995). Гербарный материал хранится на кафедре ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ).

Allium angulosum L. Встречается на сухих лугах на островах Гогланд и Мощный. Впервые приводится для островов восточной части Финского залива.

Asplenium septentrionale (L.) Hoffm. Известен лишь по очень старым данным. По нашим сведениям, вид и ныне встречается в сырых расщелинах скал на о-ве Гогланд. Для о-ва Бол. Тютерс указывается впервые.

A. trichomanes L. Растет в увлажняемых расщелинах скал на о-ве Гогланд.

Atriplex longipes Drej. Обнаружен на северо-западном побережье о-ва Гогланд. Впервые указывается для островов восточной части Финского залива.

A. calotheca (Rafin) Fries. Встречается на северном побережье о-ва Бол. Тютерс.

A. praecox Hulph. Характерен для песчаных участков побережий островов Бол. Тютерс и Гогланд.

Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr. Встречается на сыром лесном болотце на о-ве Бол. Тютерс, на заболоченном берегу оз. Первого на о-ве Гогланд.

Blysmus rufus (Huds.) Link. Как оказалось, это обычный вид илистых побережий островов Мощный, Гогланд и Бол. Тютерс.

Botrychium lunaria (L.) Sw. Растет на опушке елового леса на старом финском кладбище о-ва Бол. Тютерс. Впервые обнаружен на территории указанных островов восточной части Финского залива.

B. matricariifolium A. Br. ex Koch. Встречается вместе с предыдущим видом на старом финском кладбище о-ва Бол. Тютерс. Впервые приводится для островов восточной части Финского залива.

Cardamine hirsuta L. Встречается в зарослях кустарников на северо-западном побережье о-ва Бол. Тютерс. Ранее указывался только для о-ва Сескар.

C. parviflora L. Растет в сырых местах на о-ве Бол. Тютерс. Финскими ботаниками указывался для островов Сескар (Jalas, 1946) и Мощный.

Carex arenaria L. Характерен для приморских дюн о-ва Мощный. Финскими ботаниками отмечался для островов Гогланд и Бол. Тютерс.

C. buxbaumii Wahlenb. Встречается вместе с *Myrica gale* L., *Carex paupercula* Michx., *C. flava* L. на специфических скальных болотцах о-ва Гогланд. Ранее для исследуемой территории не указывался.

C. mackenziei V. Krecz. Растет на сырых приморских лугах на о-ве Мощный. Финскими ботаниками приводился также для островов Гогланд и Бол. Тютерс.

C. scandinavica E. W. Davies. Встречается на песчаных побережьях островов Мощный и Бол. Тютерс.

Centaurium littorale (D. Turner) Gilmour. Характерен для приморских лугов на островах Малый, Гогланд и Бол. Тютерс.

C. pulchellum (Sw.) Druce. Растет на засоленных приморских лугах на островах Малый, Мощный и Бол. Тютерс, часто вместе с предыдущим видом.

Conium maculatum L. Образует заросли на заброшенном огороде на о-ве Б. Тютерс. Ранее указывался финскими ботаниками для островов Гогланд и Сескар.

Cotoneaster integerrimus Medik. Обнаружен на скалах о-ва Гогланд. Финскими ботаниками указывался также для о-ва Мощный.

Drosera intermedia Hayne. Встречается на мезотрофных болотцах на островах Гогланд и Бол. Тютерс.

Juncus bulbosus L. Обнаружен в озерах на островах Мощный и Гогланд. Встречается вместе с *Lobelia dortmanna* L. Финскими ботаниками отмечался также для о-ва Бол. Тютерс.

Lobelia dortmanna L. Встречается в прибрежной зоне озер на островах Гогланд и Мощный.

Myrica gale L. Образует заросли на мезотрофных приморских болотцах на островах Гогланд, Мощный и Бол. Тютерс.

Rhynchospora fusca (L.) Ait. fil. Встречается на заболоченных берегах оз. Первого на о-ве Гогланд вместе с *R. alba* (L.) Vahl, *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr., *Drosera intermedia* Haупе. Финскими ботаниками указывался также для о-ва Мал. Тютерс.

Sanicula europaea L. Обнаружен в смешанном лесу в южной части о-ва Гогланд, на сопке Попова.

Sedum album L. Обнаружен на северных скалах о-ва Гогланд. До настоящего времени был известен лишь из старых финских литературных источников. На территории России встречается только на о-ве Гогланд.

S. annuum L. Указывался Schrenk (1841) для западных скал о-ва Гогланд. Позднее найден не был. До настоящего времени считался исчезнувшим на острове. Автором обнаружен в 1995 г. на южных и западных скалах о-ва Гогланд. На территории России встречается только на данном острове.

S. sexangulare L. Встречается на скалах в северной части о-ва Гогланд. Ранее был известен с острова только по старым сведениям финских ботаников. До настоящего времени считался исчезнувшим. О-в Гогланд — единственное местонахождение вида на территории Северо-Запада России.

Spergularia salina J. et C. Presl. Как оказалось, это самый обычный вид побережий островов Бол. Тютерс, Мощный, Гогланд и Сескар.

Tripleurospermum maritimum (L.) Koch. Растет на песчаных участках побережий островов Бол. Тютерс и Гогланд.

Tripolium vulgare Nees. Обычен на илистых побережьях островов Мощный и Бол. Тютерс. Ранее указывался финскими ботаниками для островов Мал. Тютерс, Сескар и Гогланд.

Woodsia ilvensis (L.) R. Br. Встречается в сырых расщелинах скал на о-ве Гогланд. Известен по старым находкам с о-ва Бол. Тютерс.

Богатая и разнообразная, на наш взгляд, флора, сложившаяся на рассматриваемых островах, во многом объясняется отепляющим влиянием Финского залива. Как видим, ряд видов, обнаруженных на островах восточной части Финского залива, в других районах России не встречается.

Автор выражает глубокую признательность Н. А. Медведевой за определение видов рода *Atriplex* L.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб, 1995. 990 с.

Brenner M. Bidrag till Kännedomen af Finska vikens övegetation // Notiser Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förhandl. 1871. Ny ser. 8. S. 1—39, 445—448.

Brenner M. Bidrag till Kännedomen af Finska vikens övegetation. III. Tilläg till Hoglands Fanerogamflora // Medd. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1885. Ny ser. 11. S. 32—40.

Jalas J. Kasvistollisia tietoja Seiskkarista // Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. 1946. Vol. 1. S. 110—116.

Lampinen R., Uotila P. On the supra-littoral vascular flora of the islands in the eastern Gulf of Finland // BFU Research Bulletin. 1995. P. 19—20.

Olsoni B. Växtvälden på Tytärsaari och Säyvi // Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1926. Ny ser. 2. S. 48—56.

Olsoni B. Botaniskt från Lavansaari, Seiskari, Penisaari // Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1936. Ny ser. 13. S. 19—21.

Saelan T. Några anteckningar om floran på Hogland // Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1900. Vol. 25. S. 73—81.

Schrenk A. G. Skizze der Vegetation auf der Insel Hochland im Finnischen Meerbusen // Beitr. Kennt. Russ. Reich. 1841. F. 1. Bd 4. S. 143—162.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 6 XII 1995

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 582-

ПАМЯТИ МОИСЕЯ ЭЛЬЕВИЧА КИРПИЧНИКОВА (18 VI 1913—18 V 1995)

R. V. KAMELIN, V. I. GRUBOV, A. K. SYTIN. TO THE MEMORY OF MOISEY ELYEVICH KIRPICHNIKOV (18 VI 1913—18 V 1995)

Скончался Моисей Эльевич Кирпичников, скончался внезапно 18 мая 1995 г. за месяц до своего 82-летия. Казалось, совсем недавно мы отметили его 80-летие, радуясь и гордясь, что по-прежнему с нами этот энциклопедически образованный ботаник, всегда готовый ответить на самый неожиданный вопрос, касался ли он сложной терминологической коллизии, названий растений или прежних географических имен и, конечно же, ботанической литературы. Гербарий, Библиотека и весь Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН потеряли еще одного старейшего и известнейшего сотрудника, немало потрудившегося во славу российской ботаники.

М. Э. Кирпичников родился 18 июня 1913 г. в Гомеле. Он был пятым младшим ребенком в патриархальной еврейской семье. Его дед был раввином. Поэтому отец после революции был объявлен «лишенцем», что ограничивало права младшего поколения на возможность получения высшего образования. После окончания школы-семилетки М. Э. приехал в Ленинград, где с 15 лет начал работать в магазине «Техническая книга». Работа была необычной, книги — сугубо специальными, но покупатели — особыми, среди них было немало известных ученых и инженеров. С детства обладая величайшим стремлением к культуре, М. Э. жадно впитывал ее богатство и многообразие проявлений в тогдашнем Ленинграде.

В 1932 г. М. Э. стал лаборантом в Государственном институте прикладной химии (ГИПХ), где в то время начались работы по созданию искусственного каучука, и одновременно закончил годичные курсы лаборантов-химиков при Химико-технологическом институте. Энтузиазм тех лет, участие в выполнении важного государственного задания захватили М. Э. Работал он, не считаясь со временем. Но, постоянно имея дело с ядовитыми веществами, М. Э. отравился, и ему рекомендовали оставить химию. В 1934 г. он поступил на биологический факультет Ленинградского университета, ко-

М. Э. Кирпичников (ноябрь, 1945 г.).

торый закончил в 1939 г. по специальности «геоботаника». М. Э. по распределению был направлен в заповедник «Аксу-Джабаглы» (Казахстан, Чимкентская обл.), но работа его не удовлетворяла. Он добился перераспределения и был зачислен геоботаником в Большеземельскую экспедицию Наркомзема РСФСР (г. Нарьян-Мар), которая вела съемки в бассейне р. Печоры. Начальником М. Э. стал Ю. П. Юдин, хороший флорист и геоботаник. Работа в тайге, без дорог, в соседстве с огромными концлагерями была очень сложной, со съемкой пришлось пройти тысячи километров. Быт был суровым, полуголодным, много пили. Однажды, возглавляя небольшой отряд, М. Э. вовремя не вышел к базе, а когда вернулся, застал Юдина за письмом, в котором тот извещал жену М. Э. о вероятной гибели отряда. Итогом этой работы, кроме геоботанической съемки, стала одна из первых статей М. Э. «Заметка о флоре известняков по р. Белой Кедве», опубликованная лишь после войны.

Прямо из экспедиции М. Э. ушел добровольцем на Великую отечественную войну и был отправлен на Карельский фронт. Закончив курсы усовершенствования комсостава в чине лейтенанта, он получил стрелковый взвод и всю войну прошел в пехоте. Позиционные действия на Карельском фронте чередовались с рейдами в тыл врага, участвовал в них и М. Э. Здесь он был тяжело контужен, почти потерял память, но латинские названия растений при этом помнил. От госпиталя он отказался, память восстанавливал, заучивая наизусть стихи Пушкина. Многие из однополчан М. Э. были интересными людьми, некоторые из них — химик Ю. Б. Виленский, театральный режиссер из Вологды А. Ф. Жупахин — на всю жизнь остались его друзьями. После освобождения Карелии из Кандалакши М. Э. попал в Трансильванию, а затем в Центральную Венгрию, где он служил в составе 3-го Украинского фронта.

В тяжелейших боях севернее озера Балатон его полк был окружен у замка-крепости Секешфехервар и несколько суток подвергался ураганному обстрелу. В живых остались немногие. М. Э. уцелел, но снова был тяжело контужен. Опять отказавшись от госпиталя, М. Э. закончил войну в Австрии. Впоследствии М. Э. гордился тем, что, будучи первым заместителем начальника штаба полка по оперативным вопросам, он в последние дни войны, получив приказ о немедленном форсировании глубокой и быстрой реки Мур (где не удалось найти переправы), сумел оттянуть его выполнение до объявления о капитуляции фашистской Германии, тем самым сохранив жизнь людей. Другим «неисполнением» приказа была «потеря» полученных им документов о присвоении ему звания подполковника. Он понимал, что это связало бы его с армией на годы.

Демобилизовался М. Э. в звании майора, на войне он вступил в партию, был награжден орденами «Красной Звезды», «Отечественной войны II степени» (дважды) и медалями. Как боевому офицеру и члену партии, ему предлагали по возвращении в Ленинград ряд ответственных (и обеспеченных) должностей. Но М. Э. стремился к любимой науке и поступил в аспирантуру БИН к профессору С. В. Юзепчуку (в результате чего 2 месяца не получал ни продовольственных карточек, ни денег). Вскоре ему предоставилась возможность поработать в поле: он принял участие в экспедиции в Талыш под руководством крупнейшего знатока флоры Кавказа академика А. А. Гроссгейма. Именно об этой экспедиции 1946 г. Гроссгейм написал прекрасную популярную книгу «В горах Талыша», где под именем Емельяна Павловича Сухотина с большой теплотой и юмором он описывает М. Э., называя его прирожденным ботаником. М. Э. участвовал затем еще в двух экспедициях Гроссгейма на Кавказ, а затем туда же, но уже в ресурсоведческой экспедиции Ал. А. Федорова.

По окончании аспирантуры М. Э. несколько месяцев работал ассистентом на кафедре ботаники Ленинградского университета, а затем перешел в БИН, где был ученым секретарем института, а затем сотрудником лаборатории систематики и географии высших растений (Гербарий). В Гербарии БИН и прошла вся его дальнейшая жизнь, здесь он работал старшим научным сотрудником, заведовал общим сектором Гербария, был ведущим научным сотрудником-консультантом.

М. Э. Кирпичников был прежде всего прекрасным, тонким систематиком, знатоком сложнейшего и крупнейшего семейства сложноцветных. Его кандидатская диссертация была посвящена одной из очень сложных групп *Compositae* — роду *Gnaphalium* и близким ему родам. М. Э. описал в этом родстве несколько новых родов. Бóльшая часть была охарактеризована и по особенностям морфологии пыльцы в специальной работе, написанной совместно с Л. А. Куприяновой. Из выявленных им родов 5 ныне приняты знатоками сложноцветных. Семейство сложноцветных во «Флоре СССР» обрабатывала большая группа ученых, и роль М. Э. Кирпичникова в этой работе была очень велика. Он дал подробную общую характеристику семейства, составил таблицы для определения подсемейств, значительной части триб (колен), а также родов триб *Astereae*, *Inuleae*, *Senecioneae*, написал характеристику значительного числа триб и подтриб и обработал 15 родов (*Gnaphalium*, *Helichrysum*, роды *Lactuceae*, *Sonchus* и др.), описал он и 2 новых рода. Систематике ряда родов сложноцветных он посвятил также несколько статей. М. Э. обработал значительную часть родов сложноцветных и во «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (8-е и 9-е издания), и во «Флоре Туркмении», ему же принадлежит обстоятельный обзор этого семейства в научно-популярном издании «Жизнь растений». Участвуя в создании ряда региональных флористических сводок, М. Э. обрабатывал и некоторые другие группы растений. Для «Флоры средней полосы европейской части СССР» он обработал еще 7 семейств, для «Флоры Ленинградской области» — 3, для «Флоры Забайкалья» — 3, для «Жизни растений» — 7 семейств.

Но наиболее плодотворной была деятельность М. Э. по созданию серии справочных пособий для систематиков, в которые он вложил всю душу. Вначале вышел небольшой выпуск, подготовленный М. Э. совместно с Ан. А. Федоровым и содержащий важнейшие сокращения, условные обозначения и ранее употреблявшиеся географические названия с их современными эквивалентами. Затем в содружестве с филологом-латинистом Н. Н. Забинковой был создан «Латинско-русский словарь для ботаников», по грамматическим приложениям к которым многие молодые ботаники начинали приобщаться к научной латыни. Завершил эту серию также составленный совместно с Забинковой «Русско-латинский словарь для ботаников». Оба словаря — самые полные во всей славянской ботанической литературе. Наряду с базовым словником, исчерпывающим по полноте приведенных терминов, их дополнял и превосходный набор в гнездах слов множества стандартных для ботанической литературы оборотов научной латыни. Благодаря этому русскоязычные ботаники получили возможность с помощью только этих словарей при некотором навыке составлять описания растений любой сложности, а не только читать их. М. Э. и в дальнейшем работал над подобными изданиями этой серии. Среди подготовленных им сводок — «Словарь ботанических терминов», «Справочник по ботанической литературе». Часть разделов, входящих в другие сводки (планировалось издать 11 сводок), удалось опубликовать в различных изданиях в виде статей: алфавитный перечень авторов таксонов и их сокращений, упомянутых во «Флоре СССР», указатели основных географических названий СССР, словарь терминов по сравнительной анатомии семян, составленный совместно с М. Ф. Даниловой, проект новой номенклатуры плодов, составленный совместно с Н. Н. Каденом, и др.

Важнейшим справочным пособием, не имеющим аналогов в мировой ботанической литературе, была серия «Атлас по описательной морфологии высших растений». В первых томах издания («Лист», «Стебель» и «Корень») М. Э. Кирпичников совместно с Ал. А. Федоровым и З. Т. Артюшенко исключительно эффективно упорядочили описательную терминологию ботаники. 1-й том этой сводки, вышедший в 1956 г., был удостоен Премии имени В. Л. Комарова АН СССР.

В 1965 г. М. Э. защитил докторскую диссертацию по совокупности работ по исследованию систематики сложноцветных, упорядочению ботанической терминологии и составлению справочных пособий. В ней он обобщил некоторые из своих интереснейших теоретических публикаций «К вопросу о количественном анализе в систематике растений» и «Некоторые соображения о роде, в особенности у сложноцветных». Еще одну теоретическую работу «К концепции рода у цветковых растений» М. Э. опубликовал позднее, но, к сожалению, никогда более к теории не

М. Э. Кирпичников и Е. Г. Эткинд (1990 г.).

возвращался. Разумеется, для этого были вполне объективные причины. Будучи «ходячей энциклопедией», он постоянно консультировал сотрудников БИН и многих других ботаников и не ботаников, обращавшихся к нему лично и в письмах. Многолетнее сотрудничество и дружба связывали его с выдающимися современными учеными — востоковедом И. М. Дьяконовым, лингвистом Я. М. Боровским, литературоведом Е. Г. Эткиндом. М. Э. был замечен редакцией «Большой Советской Энциклопедии» (3-е изд.) и приглашен к сотрудничеству. Естественно, ему пришлось редактировать и писать самому тысячи статей для этого издания. Кабинет М. Э. постепенно превратился в огромную справочную картотеку по терминам и понятиям ботаники, ботанической литературе, ботаникам всех времен и народов, а также по полезным и культивируемым растениям и т. д. Эта кропотливая работа требовала много времени и напряжения. Здоровье же было серьезно подорвано еще на войне, развивалась болезнь глаз. После 50-х годов (когда М. Э. Кирпичников вместе с рядом других ботаников — Ан. А. Федоровым и И. А. Линчевским, В. И. Полянским участвовал в Китайско-Советской ботанической экспедиции) он более не мог уже работать в поле.

У М. Э. была еще одна страсть, которая с годами все сильнее и сильнее овладевала им: он любил книги, знал их и находил большое удовольствие в библиотечной и библиографической работе. Некоторое время он заведовал Библиотекой БИН — сокровищницей редких ботанических сочинений, затем оставался до конца дней своих членом библиотечного совета, а фактически руководил работой по комплектации фондов. Он не пропускал ни одной выставки новых поступлений в Библиотеке АН СССР, выписывал множество каталогов и библиографических справочников, читал лекции для сотрудников Библиотеки БИН и знакомил их с ее сокровищами, особенно с их иконографической частью. Его мечтой было создание каталога редкостей Библиотеки БИН (лишь вводную статью к этой работе ему удалось опубликовать совместно с Г. Н. Панкратовой; и лишь немногие собрания оригинальных рисунков растений, хранящиеся в Библиотеке БИН РАН, с его комментариями были изданы у нас и за границей). Но М. Э. сумел все же опубликовать немало образцово составленных библиографий (2 выпуска обзоров флор и определителей, изданных в СССР за 50 лет, подробную библиографическую сводку по «Флоре СССР», 2 обзора трудов, обнародованных на «Комаровских чтениях» и удостоенных

Премии имени В. Л. Комарова, целый ряд критических рецензий на биобиблиографические работы зарубежных авторов). И все же как жаль, что подобных сочинений ему не удалось написать больше! Последним трудом М. Э. стал справочник об отечественных ботанических словарях с иллюстрациями титульных листов этих изданий, с примерами текста. Он почти закончен и, несомненно, заслуживает издания с комментариями, характеризующими работу М. Э.

М. Э. был задуман также и справочник-каталог долиннеевских ботанических сочинений, на которые ссылался в своих работах К. Линней. Эта работа также могла бы стать важной вехой в русской «Линнееане», в которой останется навсегда имя М. Э. как одного из редакторов русского перевода «Философии ботаники» К. Линнея (1989).

М. Э. щедро одарил БИН, и прежде всего свой любимый Гербарий, завещав ему и все свои картотечные материалы, и свою ценнейшую справочную библиотеку. Светлая память о М. Э. Кирпичникове, прекрасном ученом, добром и внимательном товарище, обаятельном, деликатном и исключительно скромном человеке сохранится в нашей ботанической семье.

Мы приводим некоторые названия опубликованных работ М. Э. Кирпичникова, дополняющие список, приведенный в статье В. И. Грубова, посвященной 80-летию со дня рождения М. Э. (Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 103—115).

1993

Русско-латинский указатель основных физико-географических названий территории бывшего СССР. 2 // Нов. сист. высш. раст. Т. 29. С. 142—153. (Совместно с Н. Н. Забинковой).

Русско-латинский указатель названий основных административно-территориальных единиц, прежде входивших в состав СССР // Там же. С. 153—159. (Совместно с Н. Н. Забинковой).

Philipp Franz von Siebold's botanical drawings and herbarium specimens in Russia // Siebolds's Florilegium of Japanese Plants. Tokyo: Maruzen Co. Ltd. Vol. 2. P. 27—33. (Совместно с В. И. Грубовым).

1994

C. P. Thunberg and C. J. Maximovicz: Maximowicz's research into materials on Japanese flora left posthumously by Thunberg // C. P. Thunberg's drawings of Japanese plants. Tokyo: Maruzen Co. Ltd. P. 335—346. (Совместно с В. И. Грубовым).

(Рец.) William T. Stearn. Botanical Latin. Hystory, grammar, syntax, terminology and vocabulary. Fourth edition. Newton Abbot, 1992. 546 p. (Уильям Т. Стерн. Ботаническая латынь. История, грамматика, синтаксис, терминология и словарь. 4-е изд. 1992) // Бот. журн. Т. 79. № 8. С. 124—125.

1996

Алфавитный перечень латинских и латинизированных названий зарубежных городов, встречающихся на титульных листах книг, журналов и диссертаций по ботанике, а также в текстах некоторых ботанических сочинений // Нов. сист. высш. раст. Т. 30. (В печати).

© Р. В. Камелин, В. И. Грубов, А. К. Сытин

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 I 1996

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 0.19.941 : 002.01 : 58 (07)

К 200-ЛЕТИЮ ВЫХОДА В СВЕТ КНИГИ НЕСТОРА МАКСИМÓВИЧА-АМБОДИКА «ПЕРВОНАЧАЛЬНЫЕ ОСНОВАНИЯ БОТАНИКИ»

V. V. BLAGOVESHCHENSKY. BICENTENARY (1796—1996)
THE RUSSIAN BOTANICAL TEXTBOOK «PERVONACHALNYE OSNOVANIA BOTANIKI»
(THE BASIC OF BOTANY), WRITTEN BY NESTOR MAXIMOWICZ-AMBODIK

В последней трети XVIII в. интерес к ботанике в России значительно усилился. В то время появились известные сочинения П. С. Палласа, И. И. Лепехина, И. И. Георги, В. Ф. Зуева. Последний из названных естествоиспытателей — автор учебника для народных училищ «Начертание естественной истории» (СПб., 1786), ставшего, согласно отзыву П. С. Палласа, лучшим не только в русской, но и в иностранной литературе (Липшиц, 1950 : 393). Он неоднократно переиздавался, причем последний раз в 1814 г.

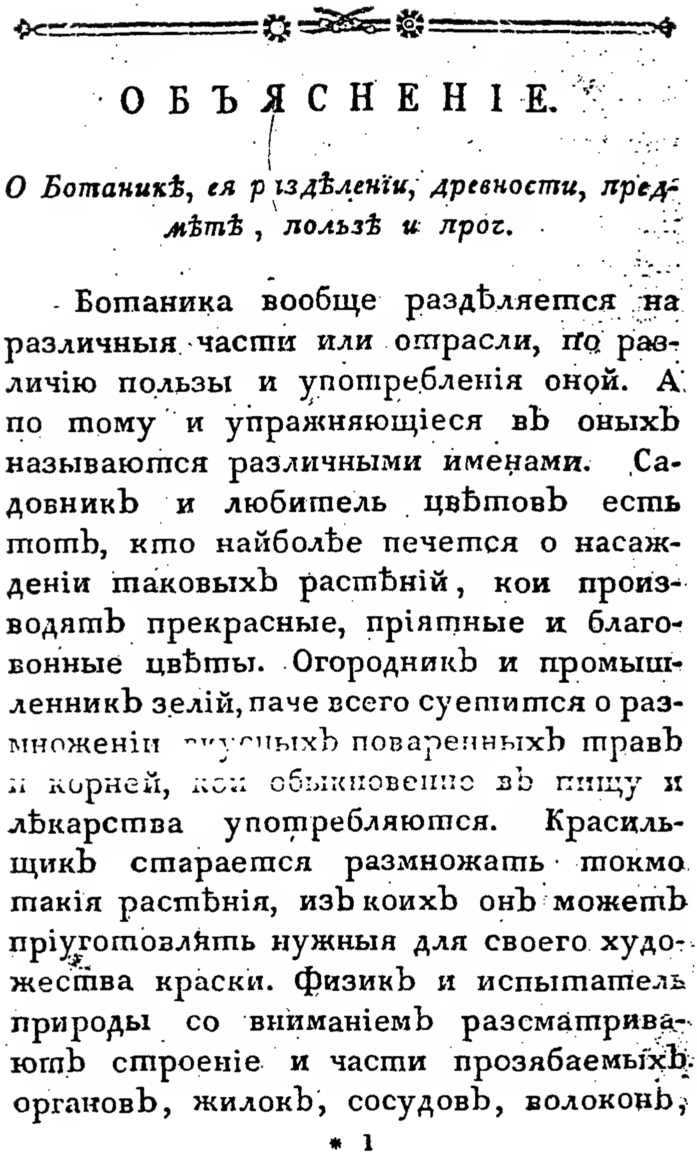
Однако существовала потребность в учебнике ботаники для высших учебных заведений. Автором его стал Нестор Максимович Максимóвич-Амбодик (1744—1812), профессор медицины, выдающийся специалист по акушерству и фармакогнозии.

М.-А. назвал свой учебник «Первоначальные основания ботаники, руководствующие к познанию растений, в двух частях состоящие, с раскрашенными рисунками». Эта книга была издана «иждивением Медицинской коллегии» в Санкт-Петербурге в 1796 г. и, таким образом, существует уже 200 лет. Она заслуженно получила высокую оценку в отечественной литературе (Комарницкий, 1947 : 116; Баранов, 1953 : 46). Несмотря на то что текст учебника содержит архаические латинские и русские ботанические термины, необычные речевые обороты, устаревшую орфографию, его язык понятен и современному читателю.

Учебник открывается рассуждением о сущности ботаники (рис. 1), называемой также «прозябословием» (от слова «прозябать», т. е. расти, в научной речи XVIII в. «прозябаемым царством» называли царство растений). В книге приведено и стихотворение, сочиненное автором в честь этой науки (рис. 2).

В «Объяснении» автор пишет: «Ботаника есть наука, требующая немалого труда, упражнения и подвига. Она не привязывается к одному месту, не ограничивается одними правилами, не приобретается в неге и покое, но требует того, чтоб любитель оныя преходил от места на место, чтоб посещал горы, леса, рощи и дубравы, чтоб не боялся ни ревущих зверей, ни глубин морских, ни стремнин, ни пропастей земных... Ботанист, чувствующий в себе господствующую к сей науке склонность, безбоязненно преодолевает все встречающиеся препятствия, трудности и беспокойствия, не щадя ни нóг, ни здоровья, ни сил телесных» (ч. 1, с. III—IV).

В кратком очерке истории ботаники труды К. Линнея занимают первое место: «Кавалер Линней... сей великий Ботаник, коего имя и позднее потомство почитать не перестанет» (ч. 2, с. XIX). Однако, несмотря на преклонение перед заслугами шведского натуралиста, автор строит свой курс ботаники, привлекая и другие многочисленные литературные источники: «А как на Российском языке еще и поныне нет такой ботанической книги, которою учащимся можно бы было руководствоваться, то я приложил всемéрное старание собрать в новоиздаваемую ныне Ботанику все то,



ОБЪЯСНЕНІЕ.

О Ботаникѣ, ея раздѣленіи, древности, предмѣтѣ, пользѣ и проч.

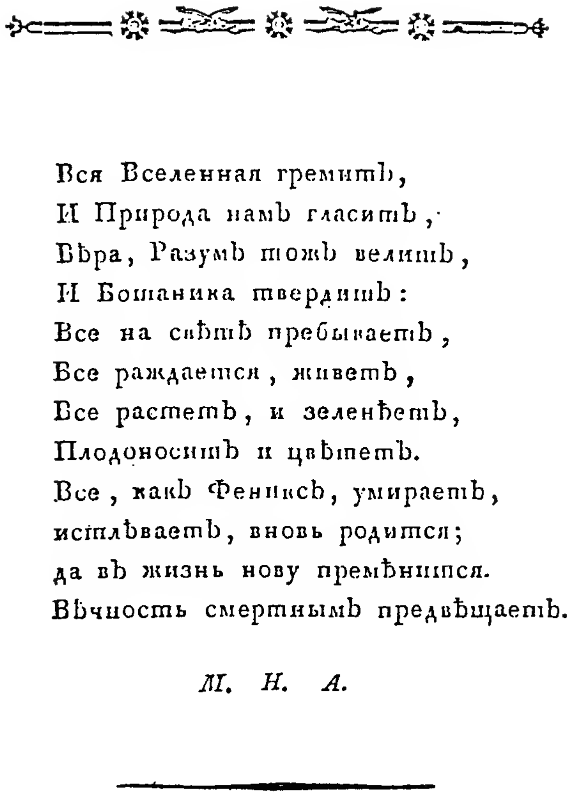
Ботаника вообще раздѣляется на различныя части или отрасли, по различію пользы и употребленія оной. А по тому и упражняющіеся въ оныхъ называются различными именами. Садовникъ и любитель цвѣтовъ есть тотъ, кто найболѣе печется о насажденіи таковыхъ растѣній, кои производятъ прекрасные, пріятные и благовонные цвѣты. Огородникъ и промышленникъ зелій, паче всего суетится о размноженіи вкусныхъ поваренныхъ травъ и корней, кои обыкновенно въ пищу и лѣкарства употребляются. Красильщикъ старается размножать токмо такія растѣнія, изъ коихъ онъ можетъ пріуготовлять нужныя для своего художества краски. Физикъ и испытатель природы со вниманіемъ разсматриваютъ строеніе и части прозябаемыхъ органовъ, жилокъ, сосудовъ, волоконъ,

* 1

Рис. 1. Начало раздела «Объяснение» (ч. 1, с. 1).

что к сей науке относится и у разных писателей рассеяно находится» (ч. 2, с. XXVIII). При этом упомянуты имена Н. И. Жакена, Ж. П. Турнефора, К. Гесснера, И. Я. Пленка, Ш. Бонне, Р. Морисона, А. Галлера, Ж. Ф. Сегье и многих других естествоиспытателей, внесших свой вклад в науку о растениях.

Часть курса, посвященная морфологии растений, в общих чертах повторяет линнеевскую органографию. В разделе, освещающем строение цветка, М.-А. также следует его системе, основанной на признаках генеративных органов цветка. Научным представлениям того времени соответствовали сведения, приведенные в разделе «о плодотворении... зачатие зародов, в семеннике [т. е. плоде] обретающихся, посредством плодотворной пыли цветных мешечков, в медовом соку пестика растворяемой и к зародышу переносимой» (ч. 2, с. 146).



Вся Вселенная гремитъ,
И Природа намъ гласитъ,
Вѣра, Разумъ тожъ велитъ,
И Ботаника твердитъ:
Все на свѣтѣ пребываетъ,
Все раждается, живетъ,
Все растетъ, и зеленѣетъ,
Плодоноситъ и цвѣтетъ.
Все, какъ Фениксъ, умираетъ,
истлѣваетъ, вновь родится;
да въ жизнь нову премѣнится.
Вѣчность смертнымъ предвѣщаетъ.

М. Н. А.

Рис. 2. Стихотворение Н. М. Максимóвича-Амбодика из книги «Первоначальные основания ботаники».

Вторая часть, посвященная физиологии растений, также отражает уровень научного знания того времени. Здесь сообщается, что «дыхание растений уподобляется дыханию животных» (ч. 2, с. 166), а о питании сказано, что «первейшая растений пища есть вода и воздух» (ч. 2, с. 173). Кроме корня, эту функцию выполняют и листья, которые «устьями своих бесчисленных сосудов, особливо на нижней поверхности находящихся, сосут влаги из окружающего их воздуха и всем прочим прозябаемым частям сообщают оныя» (ч. 2, с. 177). Здесь же говорится об испарении у растений, о передвижении соков и т. д.

Завершающий раздел учебника, названный «Экономией природы», включает в себя сведения о пользе, приносимой прежде всего лекарственными и другими находящими применение на практике растениями. Но М.-А. заботится и об иных потребностях человека: «просвещенный наблюдатель, дабы не употребляться скотам немысленным, единственно стремящимся токмо ко исканию нужного себе прокормления..., он нигде не может обрести столь достаточной и изобильной пищи для своей души, как в любомудрственном созерцании экономии природы и рассматривании естественных произведений» (ч. 2, с. 206).

Характерно, что автор учебника стремится показать растения как часть единой природной среды, уделяя при этом значительное внимание другим ее компонентам — климату и почвам. Отмечает он и значение растений в биосфере: «Царство животных без владычества прозябаемых растений отнюдь бы существовать не могло. Ибо животные, животными питающиеся, нигде не могли бы себе находить своей пищи, если бы не было растений, коими питаются те самые животные, которые им служат ежедневною пищею» (ч. 2, с. 203—204).

Таким образом, Н. М. Максимóвич-Амбодик на основе собственного опыта изучения растений и многочисленных литературных сведений создал превосходное методическое пособие, в котором отразились представления науки того времени, практически ставшее первым учебником ботаники на русском языке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов П. А. У истоков отечественной ботаники. М.—Л., 1953. 46 с.

Комарницкий Н. А. Морфология растений // Очерки по истории русской ботаники. М., 1947. С. 115—173.

Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь. Т. 3. М., 1950. 488 с.

© *В. В. Благовещенский*

Ульяновский педагогический университет

Получено 24 XI 1995

Редакция «Ботанического журнала» благодарна В. В. Благовещенскому за присланную им работу, посвященную важной для русской ботаники дате — выходу в свет замечательной книги, к сожалению, почти забытого автора. В процессе подготовки статьи к печати появились некоторые примечания, и мы сочли целесообразным опубликовать их в виде отдельной статьи.

УДК 92 (47 + 57) : 58

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

О БОТАНИЧЕСКИХ ТРУДАХ НЕСТОРА МАКСИМО́ВИЧА-АМБОДИКА

A. K. SYTIN. ON THE NESTOR MAXIMOWICZ-AMBODIK'S BOTANICAL WORKS

Нестор Максимович Максимо́вич-Амбодик (рис. 1) родился 27 октября 1744 г. в селе Веприк Полтавской губернии в семье священника. Фамилию «Амбодик» он придумал себе сам (от латинского выражения «ambo dic» — скажи оба слова) из-за двукратного повторения в его имени слова «Максимович». Он учился в Киевской духовной академии в 1757—1768 гг. В 1769 г. он непродолжительное время посещал занятия врачебного училища при Генеральном сухопутном госпитале в Санкт-Петербурге, затем 5 лет учился в Страсбургском университете, получая стипендию, учрежденную княгиней Е. Д. Голицыной (урожденной Кантемир) «для природных россиян, акушерскому делу в чужих краях обучающихся» (Чистович, 1870 : 193); там же, защитив диссертацию, в 1775 г. получил докторскую степень. Вернувшись в Россию, М.-А. стал практикующим врачом и начал работать в клиниках Санкт-Петербурга и Кронштадта. Постоянно занимаясь преподаванием, М.-А. в 1782 г. получил звание профессора повивального искусства. Последним местом его службы была Калинкинская больница. Умер М.-А. 24 июля 1812 г. (Змеев, 1886 : 3—4). Несмотря на большую занятость, он опубликовал значительное число фундаментальных научных сочинений и практических руководств по медицине, фармакогнозии и акушерству. В его литературном наследии значится даже книга «Эмблемы и символы» (СПб., 1788). Однако любимым его занятием оставалась ботаника, «преполезная, приятнейшая и столь пространная естественная наука, путеводительствующая... к надлежащему познанию растений, по лицу земного шара рассеянных» (1796, ч. 2, оборот титульного листа).

Будучи знатоком иностранной литературы в самых разных областях знания, М.-А. много переводил на русский язык. Велики заслуги его как библиографа, и в

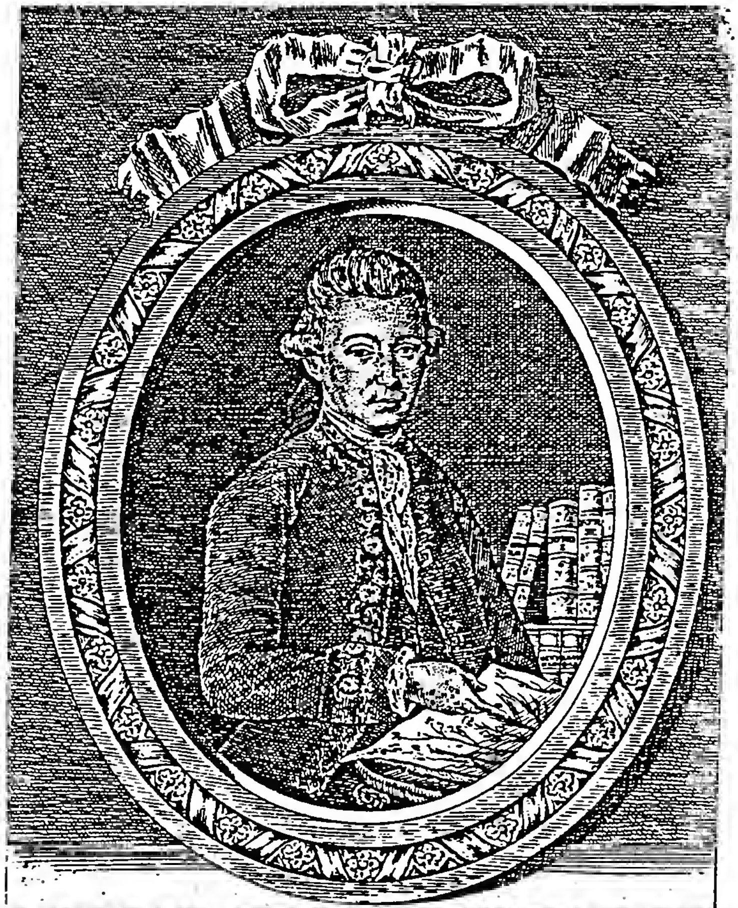

Несторъ Максимовичъ Амбодикъ
врачебной науки Докторъ и повивал-
наго искуства Профессоръ во Градѣ с.
Петра. родился Октября 27 дня 1744 Года

Рис.1. Портрет Н. М. Максимо́вича-Амбодика.
Фронтиспис книги «Повивальная наука». СПб., 1784 г.

особенности лексикографа. Словарь, по его выражению, это «златый ключ, отверзающий путь к познанию благородных и полезных наук». Максимо́вич составил «Словарь ботанический, содержащий наименования растений и их частей. Тщанием и иждивением Вольного экономического общества изданный 1795 года». Этот «трехъязычный» справочник, включавший в себя множество названий растений и терминов на немецком, латинском и русском языках, был переиздан в 1804 и 1808 гг. под названием «Новый ботанический словарь».

М.-А. является автором первого на русском языке 4-томного труда «Врачебное вещесловие, или Описание целительных растений, во врачестве употребляемых» (кн. 1—4, 1783—1789) с превосходными иллюстрациями.

В то время руководства по ботанике на русском языке не было. Учебник «Начертание естественной истории» (СПб., 1786) В. Ф. Зуева, ученика П. С. Палласа и его спутника в знаменитом путешествии 1768—1774 гг., был скорее энциклопедическим словарем, адаптированным для преподавания. Небольшие параграфы его, написанные выразительно и кратко, содержали оригинальные описания какого-либо минерала или таксона, представляющего растительное или животное царство. Подобные же характеристики видов растений составляли основу руководства В. М. Севергина «Начальные основания естественной истории. Царство произрастений» (ч. 1—3, СПб., 1974), являвшегося к тому же переводом анонимного сочинения, изданного в 1778 г. в Лионе. Систематического изложения современных данных по морфологии и физиологии растений указанные руководства не содержали. Этот пробел восполнил труд М.-А. «Первоначальные основания ботаники», который можно считать первым в России учебником в современном понимании.

Издательская практика XVIII в. не была столь стандартизированной, как впоследствии, а раскрашенные от руки гравюры делали каждый экземпляр книги уникальным. Гравированный титульный лист (фронтиспис), украшенный изящной виньеткой, справедливо считается шедевром русской полиграфии (Сидоров, 1946). Он датирован 1784 годом (рис. 2). Фактически же книга вышла в свет лишь в 1796 г., что соответствует дате, обозначенной на титульном листе (рис. 3). При этом на некоторых экземплярах есть посвящение императору Павлу Петровичу. Не свидетельствует ли этот разрыв в датах о каких-либо затруднениях, связанных с публикацией рукописи, которая вышла в свет почти через 12 лет?

Главная идея учебника М.-А. — единство и целостность мира в его многообразии — отражает метафизические представления эпохи. Виды, населяющие землю, связанные последовательностью трансформирующихся форм, составляют непрерывную живую цепь. «Природа медленно и почти неприметными стопами шествует, не оставляя ни малейшей пустоты, в неизмеримом пространстве существ» (ч. 2, с. XV). Парадоксально, но, стремясь видеть единство и связь всего сущего в природе, М.-А. представлял организм растения скорее как сумму частей, а не как единое целое.[1]

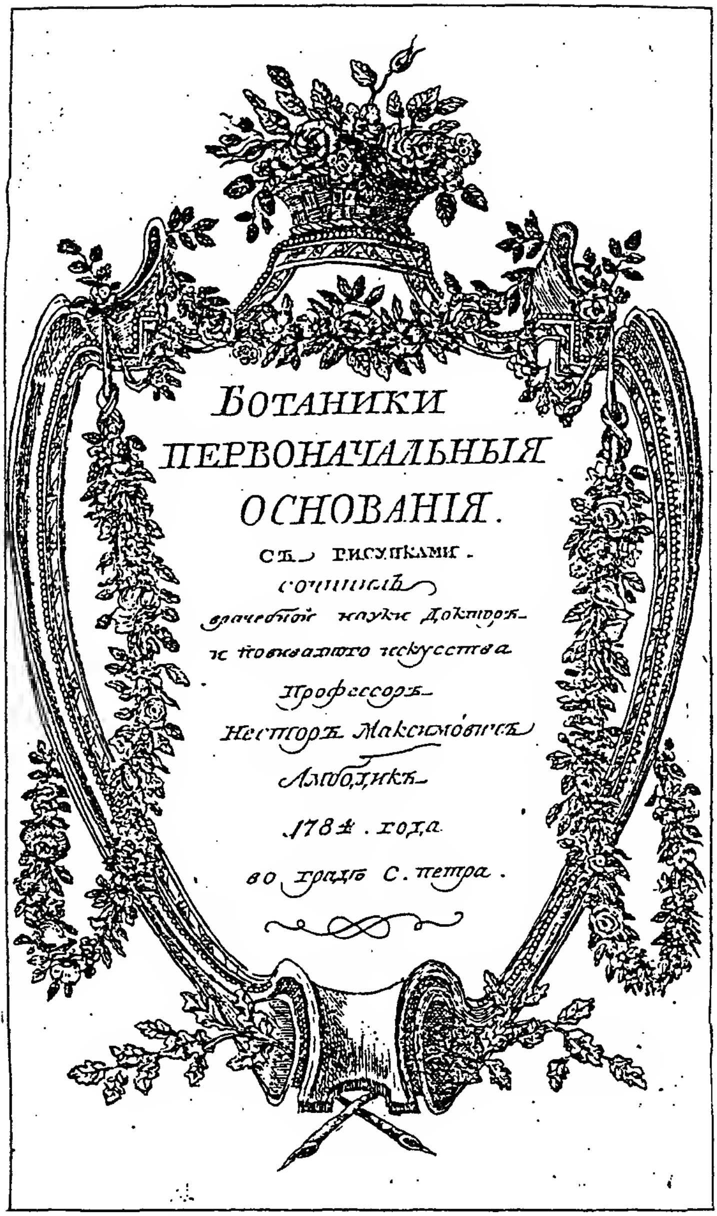
В данном случае линнеевское понятие о побеге (herba), включающее в себя «ствол, листья, подпорки, зимующую почку» (Линней, 1989 : 43), ближе современному представлению об этом вегетативном органе. В целом же органография растений следует знаменитой «Philosophia botanica» К. Линнея. В частности, выделены следующие «органы или части, растениям свойственные: I. корень (radix); II. ствол (truncus, caulis) [главная ось растения]; III. ветви, сучки или отрасли (rami) [побеги второго порядка]; IV. лист (folium); V. подпоры (fulcrum); VI. части цветорасположения (partes inflorescentia) [соцветия]; VII. части плодотворения (partes fructificationis); VIII. части брачные (partes nuptiarum) [цветок]» (ч. 1, с. 1—2).

Механистичность разделения побега на отдельные структурные единицы ясно видна на примере категории, называемой «подпоры» (fulcra). Так, например, сюда отнесены черешок листа (petiolus) и прилистники (stipulae) (которые М.-А. называет «застрежками»), а также прицепки (cirrhus), т. е. усики различного происхождения, опушение (pubes), железки (glandulae) и, наконец, «оружие» (arma), т. е. колючки. Все части растения, объединяемые в этот класс, представляются носителями неких второстепенных вспомогательных функций, что подтверждается и необязательностью наличия их у разных растений.

М.-А. не пытается дать органам какие-либо определения. Каждый из них характеризуется набором признаков и свойств. В частности, под корнем понимается вся подземная часть растения, включая специализированные побеги — луковицы (radix bulbosus), клубни и столоны.

---

[1] Ср. высказывание М.-А. в книге «Врачебное вещесловие»: «Человеческое тело есть механико-гидравлическая машина» (Цит. по: Громбах, 1953 : 241).

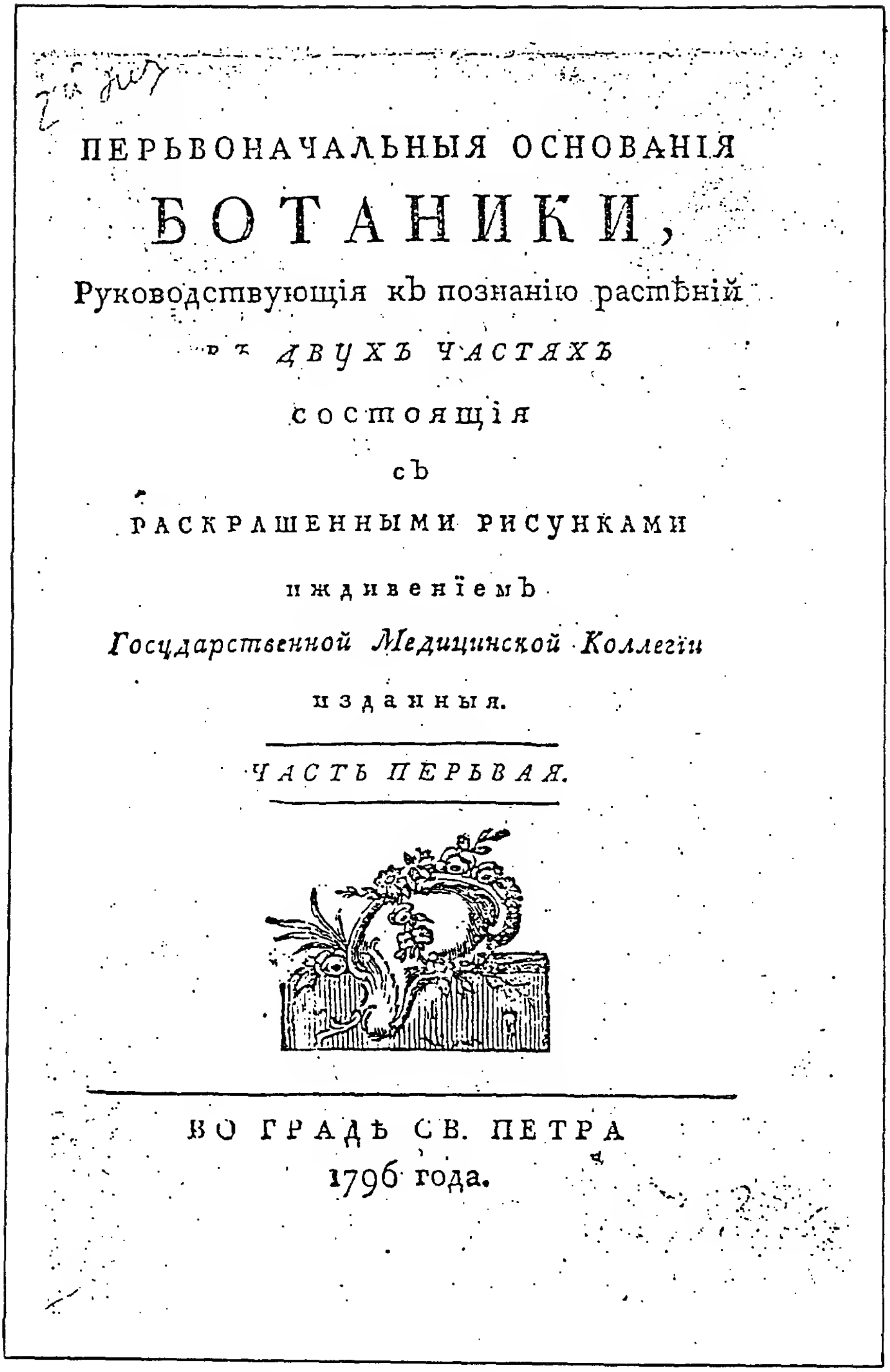


БОТАНИКИ
ПЕРВОНАЧАЛЬНЫЯ
ОСНОВАНІЯ.
съ рисунками.
сочинилъ
врачебной науки Докторъ
и повивальнаго искусства
Профессоръ
Несторъ Максимовичъ
Амбодикъ
1784. года
во градѣ С. петра.

Рис. 2. Фронтиспис книги «Ботаники первоначальные основания».
Гравюра на меди с раскраской акварелью. 1784 г.

Органография К. Линнея, по мнению М.-А., наиболее полно отражает разнообразие форм растительного мира. Однако, глубоко почитая авторитет великого шведа, он вносит свои поправки, дополняя линнеевскую классификацию плодов 4 категориями, заимствованными у J. A. Scopoli (ч. 1, с. 122).

В учебнике обсуждаются дискуссионные в то время проблемы — возможность создания естественной системы организмов и наличие пола у растений. Родственная связь между самыми отдаленными представителями растительного царства для М.-А. бесспорна: «Естественная связь существ не состоит токмо в одном, но в бесчисленном



ПЕРЬВОНАЧАЛЬНЫЯ ОСНОВАНІЯ
БОТАНИКИ,
Руководствующія къ познанію растѣній
въ *двухъ частяхъ*
состоящія
съ
раскрашенными рисунками
иждивенїемъ
Государственной Медицинской Коллегїи
изданныя.

ЧАСТЬ ПЕРЬВАЯ.

ВО ГРАДѢ СВ. ПЕТРА
1796 года.

Рис. 3. Титульный лист книги «Первоначальные основания ботаники». 1796 г.

множестве равномерно важных сходств. Природа составляет не одну токмо простую, но бесконечно сложную и постепенно соразделяемую связь» (с. XVI). Тем не менее он отдает предпочтение искусственной линнеевской классификации как наиболее последовательной и удобной для определения растений.

Существование пола у растений в то время признавалось большинством ботаников. Отметим, что М.-А. уже не отождествляет процесс попадания пыльцы на рыльце пестика с оплодотворением, как это полагал Линней (1989 : 389). В разделе «Бракосочетание у растений» он отмечает: «В растениях настоящее совокупление, равно как и у животных, плодотворению предшествует» (с. 118).

В заключительном разделе «Экономия природы» М.-А. не ограничивается обсуждением утилитарного использования растений человеком. Это только один из бесчисленных и до конца не познанных элементов связи всего существующего, равно заметного в большом и малом. Выявляя эти связи путем благоговейного созерцания природы, человек приобщается к мудрости Творца. Культ эмпирического наблюдения, свойственный эпохе просвещения, способствовал как совершенствованию описательного метода, так и познанию строения сообществ организмов, в частности взаимоотношения между растениями. Секреторные выделения корня, трактуемые М.-А. как «испражнение нечистот», оказывают влияние на совместно произрастающие растения: так «овес повреждается от серпухи полевой, лен — от евфорбии и скабиозы; пшеница — от плевел, морковь — от девесила. Отсюда явствует, для чего часто одни растения подавляют другие» (ч. 2, с. 188). Эти оригинальные наблюдения автора позволяют считать его одним из предшественников учения об аллелопатии.

М.-А., читая публичные лекции и обучая фельдшеров и акушерок, излагал научные предметы по-русски и старался делать это простым и доступным языком. Ему приходилось изобретать термины, для того чтобы выразить понятия, прежде отсутствовавшие. Он заложил основы русской медицинской номенклатуры, и до сих пор медики пользуются плодами его трудов, часто не зная их автора (Российский, 1945; Громбах, 1953).

Трудно переоценить заслуги М.-А. в деле совершенствования ботанической терминологии. Лингвистическое чутье и вкус побуждали его переводить латинский термин «flexuosus» как «изгибистый», а не «кривлявый», как это делали прежние переводчики.

Одни термины прочно удержались в научном обиходе, например термин «покрытосеменные» (ч. 1, с. 152), который был создан именно М.-А. (Щербакова, 1979 : 73), другие — нет. Любопытно, что М.-А. избегал употребления слова «плод», обычного в сочинениях его современников, а заменял его не привившимся в литературе термином «семенник», определяя его как «Орган, или та растения часть, которая содержит в себе семя одно или многие» (ч. 1, с. 121). Можно было бы предположить, что в представлении медика М.-А. «плод» — это человеческий эмбрион. Однако в акушерских руководствах М.-А. называет эмбрион «зародышем» или «младенцем».

Книга М.-А., содержащая достижения и заблуждения науки того времени, может до сих пор служить образцовым методическим пособием по наглядности и качеству изображенных в ней растений и их частей, гравированных и раскрашенных от руки на 21 таблице. О большом педагогическом мастерстве автора свидетельствует и его умение развивать воображение, обращаясь к привычной для ученика сословной иерархии, дабы избежать скуки в изложении предмета: «Природа разделила царство растений на 4 племени, из коих первое составляют вельможи — древа и пальмы; вторую — граждане — травы; третью — крестьяне, пашни, хлебенные зелия; четвертую — убогие, растения тайнобрачные» (ч. 2, с. 213).[2]

---

[2] Отметим, что эта метафора в развернутом виде составляет § 3 интереснейшего анонимного сочинения «Благоустроение природы», посвященного биотическим взаимоотношениям в экосистеме, наблюдаемым глазами натуралиста XVIII в. (Академические известия. 1779. Ч. 1. С. 51—90). В конце имеется приписка: «Сия статья почерпнута из сочинений г. Линнея».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громбах С. М. Русская медицинская литература XVIII века. М., 1953. 284 с.

Змеев Л. Ф. Русские врачи-писатели. Тетр. 2. СПб., 1886. 183 с.

Российский Д. М. Основоположник отечественной фитотерапии Нестор Максимович-Амбодик // Клиническая медицина. 1945. Т. 23. № 10-11. С. 75—78.

Сидоров А. А. История оформления русской книги. М.—Л., 1946. 283 с.

Линней К. Философия ботаники. М., 1989. 453 с.

Щербакова А. А. История ботаники в России до 60-х годов XIX века. Новосибирск, 1979. 366 с.

Чистович Я. Очерки из истории русских медицинских учреждений XVIII столетия. СПб., 1870. 416 с.

© *А. К. Сытин*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 II 1996

SUMMARY

This first russian handbook of botany was written by Nestor Maximowicz-Ambodik whose works on midwiferi, pharmacology and lexicography are widely respected. The influens of Linnaeus's «Philosophia Botanica» is visible. The original observation in plant association corroborated an idea of liaison of All in the Nature.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения / Под ред. Б. А. Юрцева.

Санкт-Петербург, 1995. 186 с. Тираж 1000 экз.

B. M. MIRKIN, A. R. ISHBIRDIN, A. F. KHUSAINOV (*A REVIEW*). ANTHROPOGENIC DYNAMICS OF THE ARCTIC AND SUBARCTIC PLANT COVER: PRINCIPLES AND METHODS OF STUDY / ED. BY B. A. YURTSEV. ST. PETERSBURG, 1995

Изучение Арктики и гипоарктики в России — один из активно развивающихся разделов современной науки о растительности. В этой области россияне наиболее активно взаимодействуют с коллегами из Канады и США, что во многом связано с научной активностью Б. А. Юрцева, который внес большой вклад в теорию, практику и организацию изучения флоры северных территорий. Рецензируемая монография является обобщением теоретических концепций и методов, которые используют Юрцев и его коллеги. Во введении подчеркивается, что книга явилась «в полном смысле продуктом коллективного творчества» сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН Б. А. Юрцева, И. Б. Кучерова, И. И. Паянской-Гвоздевой, О. В. Ребристой, О. В. Хитун, А. Е. Катенина, В. Т. Ярмишко, С. С. Холода и сотрудника Всероссийского научно-исследовательского института охраны природы и заповедного дела Министерства экологии и природных ресурсов Российской Федерации О. А. Дружининой.

Книга состоит из 9 глав, краткого предисловия и приложений — списка основных ценозообразователей антропогенно-производных сообществ в тундровой зоне России и типового бланка геоботанического описания.

Глава 1. «Концепция методологии и методики оценки состояния растительного покрова тундровой зоны и его чувствительности к нарушениям хозяйственной деятельности» (Б. А. Юрцев) включает в себя постановку проблемы и методологическое обоснование методов, которые рекомендованы в книге. Автор подчеркивает «фрагильность» (ранимость) экосистем тундры, их интенсивное нарушение человеком при промышленном и сельскохозяйственном освоении территории, а также необходимость рассмотрения любых процессов, связанных с нарушениями, в координатах широтно-зонального и долготно-секторального деления этого обширнейшего региона. В то же время Юрцев считает, что флора данного региона преадаптирована к высоким реактивно-восстановительным потенциалам за счет постоянно протекавших в прошлом естественных нарушений, порождаемых криогенными факторами, пожарами и т. д.

В главе 2 «Изученность состояния нарушенной растительности и закономерностей антропогенной динамики растительного покрова Арктики и полосы притундровых редколесий: обзор литературы» (О. А. Дружинина) дан полный обзор литературы, что исключило возможность (увы, нередкого в отечественной литературе) «изобретения очередного деревянного велосипеда». Завершается глава разделом «Некоторые итоги», основной вывод которого предваряет содержание последующих глав: «...многолетние травянистые растения и (в меньшей степени) кустарники — вот те жизненные формы, которые в условиях антропогенной трансформации местообитаний оказались не только наиболее устойчивыми по отношению к различным формам воздействия, но и проявили способность к сохранению завоеванных ими позиций» (с. 37).

Глава 3 «Дистанционные методы оценки естественного состояния растительного покрова тундровой зоны и его нарушений на региональном и ландшафтном уровнях» (С. С. Холод) и глава 4 «Методы описания состояния растительности» (И. Б. Кучеров, И. И. Паянская-Гвоздева) чисто методические, с достаточно бесспорным и конкретным содержанием. Отметим лишь, что в главе 4 намечается тенденция к разработке «самобытных» методов, дублирующих уже имеющиеся методики, например описанные в цитированной авторами статье V. Westhoff, E. van der Maarel (1978)[1] (в списке литературы ошибка — работа указана как опубликованная в 1980 г.). В этой, ставшей по существу классической работе о методе Браун-Бланке рекомендуется при полевом исследовании использовать шкалу оценки роли вида в сообществе по Браун-Бланке, что намного удобнее рекомендуемой авторами двойной оценки проективного покрытия и обилия по Друде. На наш взгляд, следует считать, что последняя система, многократно критиковавшаяся в литературе, имеет чисто историческую ценность.

Глава 5 «Методы выявления и изучения рядов дигрессионных и восстановительных смен растительности под влиянием нарушений» (Б. А. Юрцев, И. Б. Кучеров и др.) открывается характеристикой естественных нарушений растительности, которые сделали флору Арктики во многом преадаптированной к антропогенным нарушениям за счет видов эрозиофилов. Здесь приведена очень информативная таблица 3 «Основные типы антропогенных нарушений растительного покрова Арктики и их составляющие». В ее строках приведены антропогенные нарушения растительности, вызываемые разными факторами — от глобального потепления климата и загрязнения атмосферы через локальные нарушения, связанные с загрязнением, пожарами, рекреацией, воздействием безрельсового транспорта, строительством и эксплуатацией линейных сооружений, до создания антропогенных ландшафтов и их частей (жилищных комплексов, агрикультурных площадей и т. д.), а в столбцах — процессы, вызывающие изменения растительности. В общей сложности Юрцев и Кучеров различают 40 процессов, отражающих различные стороны изменения гидротермических параметров, загрязнения вод и поверхности почвы, создания новых форм рельефа, пирогенной минерализации, отчуждения биомассы растений и их отмирания без отчуждения и т. д. В итоге можно определить, какие процессы вызывает то или иное нарушение и как один и тот же процесс проявляется при разных нарушениях. При этом авторы различают 3 уровня вклада процессов в изменения растительности. Эта таблица является, возможно, наиболее ценной частью книги.

В результате нарушений и вызываемых ими процессов происходят антропогенные смены растительности, которые авторами подразделены на дигрессионные и демутационные, обратимые и необратимые, проявляющиеся в разном масштабе пространства и времени. Различные дробные варианты сукцессий (трансформированный эндоэкогенез, трансформированная демутация и т. д.) связаны с разными вариантами нарушений и вызываемыми ими процессами. В основном авторы опирались на классификацию В. Н. Сукачева, которая, безусловно, очень удобна. Однако, видимо, они напрасно отказались от понятия «сингенез», так как эти смены как раз соответствуют интенсивной демутации, т. е. восстановлению растительности без существенного изменения экотопа.

Опустив достаточно специальную главу 6 «Стационарные методы изучения смен растительных сообществ под воздействием промышленного атмосферного загрязнения на Крайнем Севере» (В. Т. Ярмишко), рассмотрим главу 7 «Сукцессионная система растительности и ее изучение. Проблема сукцессионного статуса вида» (И. Б. Кучеров). Концепция «сукцессионной системы» уходит корнями в работы С. М. Разумовского (1981), который стоял на позициях моноклимакса и достаточно жестокого детерминизма. Он рассматривал все сообщества одного ботанико-географического района как звенья конвергирующих сукцессионных рядов. И. Б. Кучеров считает, что удобство концепции сукцессионной системы связано, во-первых, с тем, что «...растительность способна преобразовывать почву и микроклимат в сторону достижения наиболее энергетически выгодного при данном макроклимате и в силу этого эндогенно устойчивого состояния или спектра состояний, в результате сукцессионный ряд завершается относительно стабильным терминальным сообществом (климаксом)...» (с. 116), а во-вторых, с тем, что «...целостность сукцессионной системы растительности есть следствие целостности флоры как исторически сложившейся системы региональных популяций видов растений, влияющих на общую среду обитания и друг на друга и во многом взаимоприспособленных...» (с. 117). При этом Кучеров допускает существование в рамках одной «сукцессионной системы» нескольких климаксов, хотя резонно считает, что определение их — задача специального исследования.

---

[1] Цитированные авторами сборника работы в библиографию к рецензии не включены.

Основным подходом при выявлении сукцессионной системы Кучеров считает метод временнóй экстраполяции пространственных рядов. Для «свертки информации» он рекомендует табличный метод синтетического этапа классификационной процедуры системы Браун-Бланке. Рецензенты полагают, что возможности синтаксономического этапа Кучеровым недооценены: с его помощью можно более полно определить сукцессионный статус серийных или предклимаксовых и климаксовых сообществ.

При оценке сукцессионного статуса видов Б. А. Юрцев в главе 8 «Методы оценки восстановительного потенциала флоры» предлагает 5 градаций поведения видов нарушенных местообитаний — от исчезающих до верных нарушенным участкам, что позволяет строить спектры синантропизации любой флоры и оценивать степень их трансформации. Однако следует высказаться против предложенной Юрцевым «модернизации» системы Раменского—Грайма, когда предлагаются категории виолентов и эксплерентов неблагоприятных условий: в этом случае вполне уместны типы вторичных стратегий CR и SR. Вообще в книге ощущается уже отмеченное пристрастие к «самобытности» концепций (хотя в меньшей степени, чем в других работах Юрцева), что противоречит общему направлению упорядочения терминологического и концептуально-методического арсенала современной науки о растительности.

В главе 9 «Некоторые подходы к составлению прогноза антропогенных дигрессионных и восстановительных смен растительности на разных уровнях территориального деления» (О. А. Дружинина) рассмотрены основные подходы к прогнозированию изменений растительности под влиянием антропогенных нарушений на уровне от отдельно взятых сообществ до «районов освоения».

Специальной положительной оценки заслуживает Приложение 1 «Основные ценозообразователи антропогенно-производных сообществ в тундровой зоне России». В тексте авторы не проанализировали изменения количества ценозообразователей по ряду высокогорно-арктические—арктические—северные и южные гипоарктические тундры. Этот ряд весьма показателен и выражается как 8—28—49—76, в нем косвенно отражена и способность растительности этих широтных зон восстанавливаться после антропогенных нарушений.

Эта книга — серьезный вклад в изучение антропогенной динамики и охраны растительности северных безлесных территорий.

© Б. М. Миркин, А. Р. Ишбирдин, А. Ф. Хусаинов

Башкирский государственный
университет
Институт биологии УНЦ РАН
Уфа

Получено 23 XI 1995

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 58 : 061.231 (47+57)

ЗАСЕДАНИЕ СОВЕТА РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (21 декабря 1995 г.)

N. S. GOLUBKOVA. THE SESSION OF THE COUNCIL OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY (DECEMBER 21 1995)

21 января 1995 г. состоялось расширенное заседание Совета РБО, посвященное 80-летию со дня образования Русского ботанического общества (1915 г.). Президент РБО член-корреспондент РАН Р. В. Камелин выступал с докладом, в котором отметил основные исторические события в деятельности Общества за 80 лет. Были также заслушаны научный доклад Ю. В. Гамалея «Анализ развития структурных идей в ботанических исследованиях XX века» и доклад ученого секретаря РБО Н. С. Голубковой о текущей деятельности Общества, который приведен в этом выпуске «Ботанического журнала».

По решению Президиума РБО, за многолетнюю и плодотворную работу в Обществе, а также в связи с 80-летием со дня его основания были награждены почетными грамотами следующие члены Русского ботанического общества:

А. Л. Тахтаджян — почетный президент,
В. И. Василевич — вице-президент,
Г. А. Елина — председатель Карельского отделения,
Э. А. Штина — председатель Кировского отделения,
Е. Л. Любарский — председатель Казанского отделения,
С. С. Харкевич — председатель Приморского отделения,
К. Ф. Хмелев — председатель Воронежского отделения,
Б. А. Юрцев — председатель секции флоры и растительности,
Ю. П. Нюкша — председатель комиссии по биоповреждениям,
И. В. Макарова — председатель альгологической секции,
М. С. Боч — председатель секции болотоведения,
Н. С. Снигиревская — председатель секции палеоботаники,
М. Ф. Данилова — председатель секции морфологии и анатомии,
Т. Б. Фурса — председатель секции культурных растений,
О. А. Семихатова — председатель секции физиологии растений,
Т. Г. Маслова — секретарь секции физиологии растений,
Т. А. Парибок — секретарь комиссии по охране растительности.

© Ученый секретарь Русского ботанического общества
Н. С. Голубкова

Получено 6 II 1996

УДК 58 : 061.231 (47+57) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

ОТЧЕТ О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1994—1995 ГОДАХ

N. S. GOLUBKOVA. ON THE ACTIVITY OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1994—1995 YEARS

За отчетный период (после очередного съезда (1993 г., Ульяновск)) Ботаническим обществом проведено несколько международных и всероссийских совещаний, конференций и школ.

1) 5-е совещание по изучению, мониторингу и сохранению биоразнообразия «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия» (апрель, 1995 г., Санкт-Петербург). (Организовано секцией флоры и растительности РБО совместно с Зоологическим институтом РАН).

2) 2-е совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях» (апрель, 1995 г., Санкт-Петербург). (Организовано секцией флоры и растительности РБО).

3) 6-я школа диатомологов «Экология и география диатомовых водорослей». (Организована альгологической секцией РБО). В работе школы принимали участие альгологи России, Украины, Белоруссии (май, 1995 г., Минск).

4) Международное рабочее совещание по проблемам агарикологии. (Организовано комиссией по изучению шляпочных грибов РБО).

5) Международное совещание «Современные проблемы фитоэкологического картирования», посвященное памяти академика В. Б. Сочавы (май, 1995 г., Санкт-Петербург). (Организовано комиссией по классификации, районированию и картированию растительности РБО совместно с отделом географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН).

6) 1-е международное совещание по проекту создания карты «Растительный потенциал Азии для выживания человечества» (сентябрь, 1995 г., Санкт-Петербург). (Организаторы те же).

7) Международная конференция «Проблемы изучения биологического разнообразия водорослей, грибов и мохообразных Арктики» (декабрь, 1995 г., Санкт-Петербург). (Огранизована альгологической, микологической, бриологической и лихенологической секциями РБО).

В секциях и комиссиях проведены расширенные заседания, посвященные памяти выдающихся ученых, где наряду с сообщениями об их жизни и деятельности обсуждались различные вопросы, связанные с ботанической наукой. Так, состоялись следующие заседания: юбилейное заседание, посвященное 90-летию со дня рождения крупнейшего ботаника профессора А. И. Толмачева (1994 г., организовано секцией флоры и растительности); заседание палинологической секции, посвященное памяти известного палинолога Л. А. Куприяновой (ноябрь, 1994 г.); общее собрание РБО, посвященное 85-летию со дня рождения крупного анатома растений А. А. Яценко-Хмелевского (ноябрь, 1994 г., организовано комиссией им. Л. А. Иванова); заседание, посвященное памяти И. Ф. Шмальгаузена (апрель, 1994., организовано секцией палеоботаники совместно с секцией флоры и растительности); заседание секции флоры и растительности, посвященное памяти крупнейшего геоботаника, вице-президента ВБО профессора Б. А. Тихомирова; заседание секции физиологии растений, посвященное памяти известного физиолога, вице-президента и ученого секретаря ВБО О. В. Заленского в связи с 80-летием со дня его рождения (декабрь, 1995 г.); памятное заседание секции лесоведения в связи с 80-летием со дня рождения крупного геоботаника В. Г. Карпова (декабрь, 1995 г.); заседание, посвященное 80-летию со дня рождения крупнейшего бриолога А. Л. Абрамовой (декабрь, 1995 г., организовано бриологической секцией).

Секцией физиологии растений были организованы чтения, посвященные памяти академиков С. П. Костычева и Д. И. Иоффе.

Помимо докладов, зачитанных на вышеуказанных заседаниях, в секциях и комиссиях были заслушаны и обсуждены еще более 70 докладов по актуальным проблемам ботаники. Особенно активно работала секция флоры и растительности (председатель Б. А. Юрцев), которая, кроме 3 методических совещаний и теоретико-методического семинара, за период с ноября 1994 г., по декабрь 1995 г. провела 11 текущих заседаний. Активная работа наблюдалась также в секциях физиологии растений, альгологической и лихенологической, в комиссии по охране растительности, в секциях палеоботаники и болотоведения. Вместе с тем было замечено, что в ряде подразделений РБО за отчетный период активность значительно снизилась.

В ноябре 1995 г. состоялось расширенное заседание Президиума РБО совместно с председателями и секретарями секций и комиссий Центрального отделения РБО, на котором обсуждался вопрос о работе секций и комиссий Центральной организации. На заседании отмечалось, что снижение активности в работе ряда подразделений связано со значительным сужением круга докладчиков: из-за трудностей с финансированием сократилось число докладов иногородних ученых. На этом заседании была пересмотрена структура Центральной организации и ликвидированы такие подразделения, как комиссия по математической геоботанике, стационарная комиссия, комиссия по изучению дикорастущих ягодников, комиссия по исследованию флоры и растительности высокогорий.

К сожалению, мы имеем чрезвычайно мало сведений о деятельности отделений РБО. Из 43 отделений Общества отчеты о своей работе в 1994 г. прислали только 4 — Приморское, Казанское, Курское и Коми. Работа этих отделений РБО в 1994 г. отличалась достаточной активностью. Как и прежде, широко проводились исследования по вопросам флористики, геоботаники, лесоведения, охраны растительного покрова, экологии. Много внимания уделялось популяризации научных знаний в области биологии и экологии посредством лекционной деятельности и выступлений в местной печати и на телевидении. Так, в Казанском отделении в 1994 г. было прочитано 59 лекций, в Коми отделении — 70, в Курском отделении — 40. Продолжалась работа по созданию региональных «красных книг». В Приморском отделении вышла в свет книга «Редкие виды растений Камчатской области и их охрана», в Казанском — сдана в печать «Красная книга Татарстана», в Курском — подготовлен список редких видов Курской обл. и передан в Областной комитет по охране природы. В Коми отделении подготовлен к изданию макет карты «Охраняемые территории Республики Коми», проведена ревизия положений о болотных заказниках и памятниках природы, сделаны рекомендации по режиму охраны на территории лесных заказников. Члены РБО принимали активное участие в международном проекте создания «Красной книги Фенноскандии» (Центральная организация, Карельское и Кольское отделения). Особенно активно работали члены Приморского отделения. Так, ими в 1994 г. проведено 12 текущих заседаний и организована научная конференция, посвященная 60-летию со дня создания Уссурийского заповедника и приуроченная к 125-летию со дня рождения В. Л. Комарова. При этом был опубликован сборник тезисов докладов. Хочется надеяться, что отчеты о деятельности отделений за 1995 г. будут более многочисленными.

Издательская деятельность РБО в настоящее время сильно сократилась из-за трудностей с финансированием. Однако в 1994—1995 гг. под грифом РБО были опубликованы следующие издания: книга Б. П. Василькова «Съедобные и ядовитые грибы» (Центральная организация, комиссия по изучению шляпочных грибов); монография «Вопросы классификации болотной растительности» (секция болотоведения); 37—41-й выпуски Комаровских чтений (Приморское отделение); книга «Местонахождения ископаемых растений, нуждающихся в охране» (секция палеоботаники совместно с Советом по проблемам ботаники); сборник «Природоохранные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохранения биологического разнообразия» (Приморское отделение); сборник «Экология и образование» (Курское отделение); информационный бюллетень РБО и БИН РАН «Ботанический вестник», № 1—4 (Центральное отделение) и др.

Отечественные ботаники приняли участие в работе 12-го микологического конгресса (Канада), Международного совещания по систематике аскомицетов (Франция), совещания «Международное сотрудничество в сельскохозяйственных исследованиях и развитии» (Корея), VI Международного симпозиума ЮРВ — Международной организации биосистематики растений (Норвегия), в работе 2-го совещания Скандинавского общества филогенетической систематики (Дания), а также Экспертного совещания «Красная книга Балтии» (Латвия) и многих других, на которых выступали с докладами и сообщениями.

За отчетный период было проведено 4 заседания Президиума РБО, на которых решались организационные вопросы, связанные главным образом с регистрацией Общества. Как уже говорилось выше, на одном из них совместно с председателями и секретарями секций и комиссий обсуждалась деятельность подразделений Центральной организации. Проведено 1 заседание Совета РБО.

Говоря о финансовом положении, следует отметить, что Общество в этом отношении находится в плачевном состоянии. Многие члены Общества имеют многолетнюю задолженность по членским взносам, многие отделения перестали переводить 30 %-е отчисления в центральные органы РБО. Все это привело к тому, что Общество уже не способно не только содержать рабочий аппарат, но и осуществлять оплату ежемесячных почтовых расходов. К тому же размеры членских взносов очень малы и не покрывают всех организационных расходов Общества: так, в 1993 г. размер членского взноса равнялся 500—1000 р., а в 1994 г. — 3000 р. На заседании совета было решено увеличить размер членских взносов до 10 000 р., для аспирантов и учащихся — до 5000 р.

© Ученый секретарь Русского ботанического общества *Н. С. Голубкова*

Получено 6 II 1996

УДК 58 : 06(47+57) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 6

О РАБОТЕ ЛИХЕНОЛОГИЧЕСКОЙ СЕКЦИИ РБО (1991—1995 гг.)

N. V. MALYSHEVA. ON THE ACTIVITY OF THE LICHENOLOGICAL SECTION OF RBS (1991—1995)

Помимо большой организационной (Голубкова, 1994), издательской (Кирпичников, 1991), культурно-просветительской деятельности, Русское ботаническое общество проводит важную координационную работу в области ботанических исследований. Основная текущая работа Общества выполняется в секциях и комиссиях (Юрцев и др., 1994).

Одной из наиболее активно работающих в настоящее время секций является лихенологическая. Достаточно отметить, что, хотя число лихенологов в нашей стране составляет менее 1 % от общего количества ботаников других специализаций, только за последние 5 лет работы (1991—1995 гг.) было сделано 16 докладов, т. е. примерно 5 % от числа всех представленных на секциях.

Остановимся на основных чертах деятельности лихенологической секции (председатель А. Н. Титов, секретарь Ю. В. Котлов), объединяющей и координирующей работу лихенологов многих городов России (Санкт-Петербурга, Москвы, Новосибирска, Воронежа, Волгограда, Екатеринбурга, Владивостока и др.).

В секции регулярно проводятся заседания с обсуждением оригинальных работ, посвященных различным аспектам изучения лишайников. Значительное внимание уделяется флористическим докладам с обсуждением результатов ботанических экспедиций в различные районы как нашей страны (А. А. Добрыш «Лишайники острова

Врангеля», I 1993), так и зарубежных стран — от Арктики (Б. А. Юрцев, О. М. Афонина, М. П. Андреев, А. Д. Потемкин «Флористические исследования на полуострове Сьюард, Западная Аляска, в июле—августе 1992 г.», IV 1993, совместно с секцией флоры и растительности; М. П. Андреев, О. М. Афонина, А. А. Потемкин «Ботанические исследования на полуострове Сьюард (Аляска, США) летом 1993 г. (лишайники, бриофиты)», III 1994) до Китая (Н. С. Голубкова, А. Н. Титов «О поездке в Китай», II 1995). Доклады, как правило, иллюстрируются интересными красочными слайдами, фотографиями, картами и вызывают большой интерес.

Особым разделом деятельности секции является изучение городской лихенофлоры, в частности Санкт-Петербурга (Н. В. Малышева «Лишайники исторических парков окрестностей Санкт-Петербурга (Царское Село, Павловск, Гатчина, Петергоф, Стрельна)», II 1994; «Лишайники парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург)», XII 1994; «Лишайники исторических некрополей Санкт-Петербурга», V 1995; «Лишайники 76 исторических садов и парков Санкт-Петербурга (Летний, Таврический, Михайловский сады, парки Елагина, Каменного островов и др.», X 1995)). Эти сообщения также иллюстрируются слайдами, фотографиями, картами, образцами.

Важное место занимают доклады, посвященные систематике и результатам монографической обработки различных групп лишайников (Ю. В. Котлов «Систематическое положение семейства *Micareaceae*», III 1995), а также филогении (Ю. В. Котлов «Морфология и филогения семейства *Micareaceae*», V 1993).

Актуальными являются работы, посвященные природоохранной тематике, в том числе и сопредельных территорий (В. В. Голубков «Лишайники охраняемых территорий Белоруссии», I 1993).

Секция регулярно информирует участников заседаний об итогах и решениях различных совещаний, конференций, конгрессов (Н. В. Малышева «Лихенологические работы на V Международном микологическом конгрессе (Ванкувер, Канада, август, 1994 г.)», XI 1994; Ю. В. Котлов «О работе Второго совещания Скандинавского общества филогенетической систематики (Орхус, Дания)», II 1995).

В программе работы секции — обсуждение наиболее актуальных и дискуссионных вопросов современной лихенологии, рассмотрение новых методических подходов, связанных с проблемами экологии (Н. В. Малышева «Экологическая патоморфология лишайников», V 1991; Е. А. Вайнштейн, А. П. Равинская, И. А. Шапиро «Изменение физиолого-биохимических показателей лишайников под воздействием антропогенных факторов», III 1993; Н. В. Малышева, М. Е. Игнатьева «Оценка состояния исторических парков методами лихеноиндикации и флоро-фитоценотического анализа (на примере Екатерининского парка Царского Села)», совместно с секцией городской ботаники, V 1994).

Заседания секции привлекают ученых и сотрудников многих научных и производственных учреждений Санкт-Петербурга и других городов (Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Лесотехнической академии, Санкт-Петербургского университета, Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова, Управления государственной инспекции охраны памятников, Санкт-Петербург; Марийского государственного университета, Йошкар-Ола; Института экспериментальной ботаники, Минск, и др.). Весьма отрадное явление — участие в работе заседаний начинающих молодых исследователей — студентов, стажеров, аспирантов.

В заключение следует отметить дружескую, непринужденную и деловую атмосферу заседаний, поблагодарить секретаря секции Ю. В. Котлова за хорошую работу, а также пригласить к более активному участию в работе секции специалистов других профилей и ботаников из разных городов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. О работе I Съезда Российского ботанического общества // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 1—3.

Кирпичников М. Э. Три четверти века на службе науке (к 75-летию «Ботанического журнала») // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1642—1656.

Юрцев Б. А., Сытин А. К., Хитун О. В. О деятельности Секции флоры и растительности РБО (1990—1994 гг.) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 116—121.

© *Н. В. Малышева*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 XII 1995

В 1996 г. в Издательстве Санкт-Петербургского университета выходит учебник

«ФИТОЦЕНОЛОГИЯ»

Авторы В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова. Объем 23 печ. л.

В учебнике рассмотрены основные разделы современной фитоценологии: средообразующая роль растений, их экологические свойства, система взаимоотношений растений в растительных сообществах, организация растительного покрова, динамика растительных сообществ. Даны представления о механизмах интеграции растений в растительном сообществе. Показано место растительного покрова в экосистеме.

Заявки можно направлять по адресу: 199034, С.-Петербург, Университетская наб., 7/9, СПбГУ, биолого-почвенный факультет, кафедра геоботаники, Кириковой Людмиле Александровне.

С 1996 года

в целях ускорения публикации статей текст необходимо представлять на дискете 3.5 дюйма (в дополнение к машинописному оригиналу). Для компьютерной верстки журнала используются IBM PC совместимые компьютеры и программы, работающие в среде Windows. Для компьютерного набора статей предпочтительно применение текстовых процессоров Word 6.0

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1996. VOL. 81. N 6) Page

Desnitski A. G. Comparative analysis of cell differentiation mechanisms in the genus *Volvox* (*Chlorophyta*, *Volvocales*) 1

COMMUNICATIONS 10

Meyer-Melikian N. R., Zavyalova N. E. Dispersive distalsulcate pollen grains from the Lower Jurassic deposits of West Siberia 10
Malysheva N. V. Lichens of St. Petersburg. 1. Modern state of lichen flora and its analysis 23
Imkhanitskaya N. N. Type specimens of *Myrsinaceae* in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (St. Petersburg, LE). 1. Palaeotropical taxa of the genus *Ardisia* 31
Zhilyaev G. G. Ontogeny and renewal of populations of *Tussilago farfara* (*Asteraceae*) in the Carpathians 43
Komarova T. A. Dynamics of productivity of herbs in the course of the post-fire successions in the forests of the South Sikhote-Alin 50
Titov Yu. V., Potokin A. F., Sadekova I. F. The vegetation of flood plains in upper flow reaches of the Taz river 62
Kholod S. S. Ecotones in the vegetational cover of the arctic slope of the Chukchi mountain 72
Vaskovsky V. E., Gorovoy P. G. The enzyme phospholipase D in the *Rosaceae* and *Fabaceae* leaves 85

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 91

Blokhina N. I. Fossilized wood of *Larix* (*Pinaceae*) from the Middle Miocene of the Korf bay (Kamchatka) 91
Ikonnikov S. S. On two species of the genus *Minuartia* (*Caryophyllaceae*) 102
Travina T. A. The systematics of the genus *Leptotoma* (*Ginkgoales*) 103

FLORISTIC FINDINGS 110

Diachkova T. Yu., Bacalin V. A. *Chimaphila umbellata* (*Ericaceae*) in Karelia 110
Glazkova (Krasnoschokova) E. A. On some rare plant species in the islands of eastern part of the Gulf of Finland 111

OBITUARIES 115

Kamelin R. V., Grubov V. I., Sytin A. K. To the memory of Moisey Elyevich Kirpichnikov (18 VI 1913—18 V 1995) 115

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 120

Blagoveshchensky V. V. Bicentenary (1796—1996) the Russian botanical textbook «Pervonachalnye osnovania botaniki» (The Basic of Botany), written by Nestor Maximowicz-Ambodik 120
Sytin A. K. On the Nestor Maximowicz-Ambodik's botanical works 123

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 130

Mirkin B. M., Ishbirdin A. R., Khusainov A. F. (*A review*). Anthropogenic dynamics of the Arctic and Subarctic plant cover: principles and methods of study / Ed. by B. A. Yurtsev. St. Petersburg, 1995 130

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY 133

Golubkova N. S. The session of the Council of the Russian Botanical Society (December 21 1995) 133
Golubkova N. S. On the activity of the Russian Botanical Society in 1994—1995 years . . . 134
Malysheva N. V. On the activity of the Lichenological section of the RBS (1991—1995). . . 136

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 1996. Т. 81. № 6)

Стр.

Десницкий А. Г. Сравнительный анализ механизмов клеточной дифференциации в роде *Volvox* (*Chlorophyta*, *Volvocales*) 1

СООБЩЕНИЯ 10

Мейер-Меликян Н. Р., Зааьялова Н. Е. Дисперсные дистально-бороздные пыльцевые зерна из нижнеюрских отложений Западной Сибири 10

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 1. Современная лихенофлора и ее анализ 23

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы мирсиновых (*Myrsinaceae*) в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE). 1. Палеотропические таксоны рода *Ardisia* 31

Жиляев Г. Г. Онтогенез и возобновление популяций *Tussilago farfara* (*Asteraceae*) в Карпатах 43

Комарова Т. А. Динамика продуктивности травянистых растений в ходе послепожарных сукцессий в лесах Южного Сихотэ-Алиня 50

Титов Ю. В., Потокин А. Ф., Садекова И. Ф. Растительность речных пойм в верхнем течении реки Таз 62

Холод С. С. Экотоны в растительном покрове арктического склона Чукотского нагорья 72

Васьковский В. Е., Горовой П. Г. Фермент фосфолипаза D в листьях растений семейств *Rosaceae* и *Fabaceae* 85

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 91

Блохина Н. И. Ископаемая древесина лиственницы (*Larix*, *Pinaceae*) из среднего миоцена залива Корфа (Камчатка) 91

Иконников С. С. О двух видах рода *Minuartia* (*Caryophyllaceae*) 102

Травина Т. А. Систематика рода *Leptotoma* (*Ginkgoales*) 103

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 110

Дьячкова Т. Ю., Бакалин В. А. *Chimaphila umbellata* (*Ericaceae*) в Карелии 110

Глазкова (Краснощекова) Е. А. О некоторых редких видах растений с островов восточной части Финского залива 111

ПОТЕРИ НАУКИ 115

Камелин Р. В., Грубов В. И., Сытин А. К. Памяти Моисея Эльевича Кирпичникова (18 VI 1913—18 V 1995) 115

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 120

Благовещенский В. В. К 200-летию выхода в свет книги Нестора Максимóвича-Амбодика «Первоначальные основания ботаники» 120

Сытин А. К. О ботанических трудах Нестора Максимóвича-Амбодика 123

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 130

Миркин Б. М., Ишбирдин А. Р., Хусаинов А. Ф. Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения / Под ред. Б. А. Юрцева. Санкт-Петербург, 1995 130

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 133

Голубкова Н. С. Заседание Совета Русского ботанического общества (21 декабря 1995 г.) 133

Голубкова Н. С. Отчет о деятельности Русского ботанического общества в 1994—1995 годах 134

Малышева Н. В. О работе лихенологической секции РБО (1991—1995 гг.) 136

К ст. Н. Р. Мейер-Меликян, Н. Е. Завьяловой, с. 13

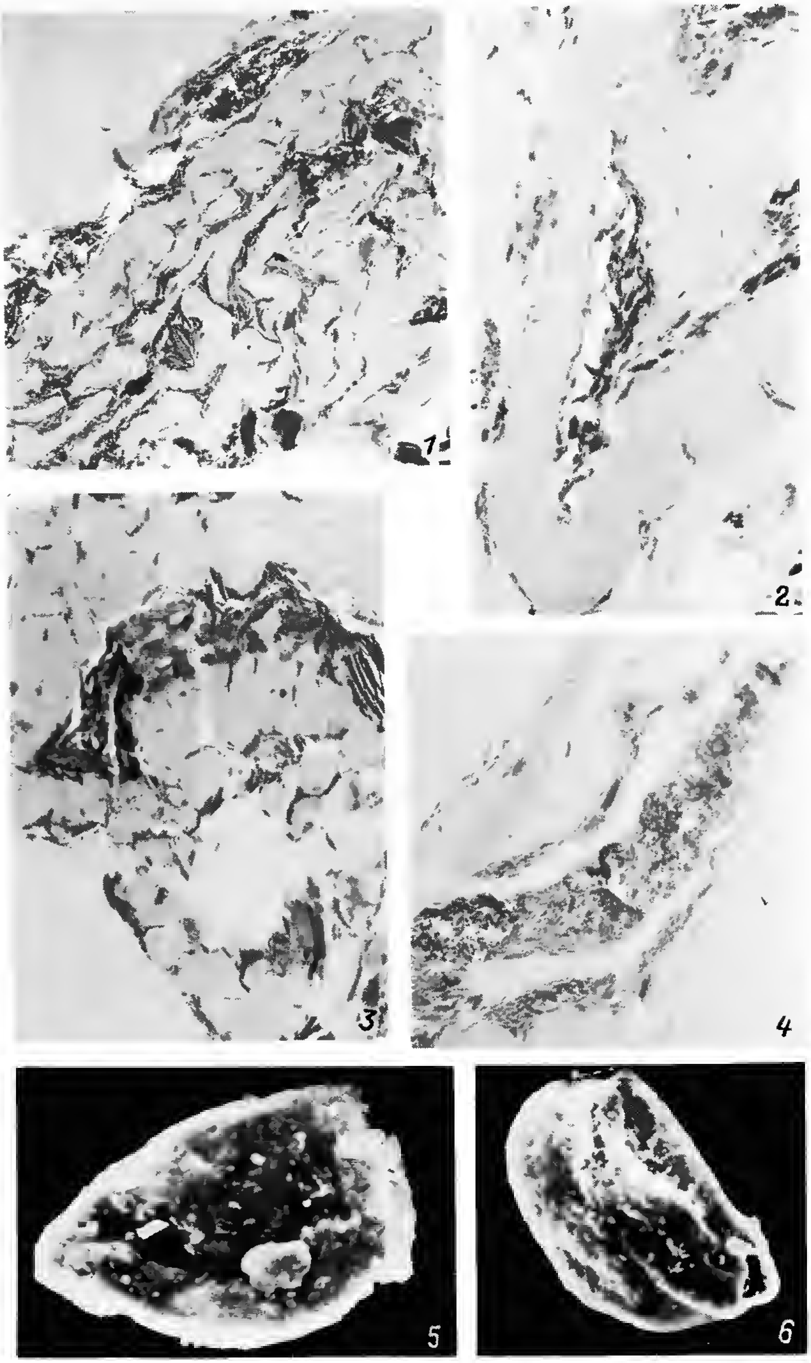


Таблица I.

1—4 — ультратонкие срезы спородермы (ТЭМ); *1* — *Monoletes* (*Lyginopteridopsida*), увел. 8000: *2* — *Mono-diletes* (*Medullosaccae*), увел. 10 000; *3, 4* — *Monolctes* (*Lyginopteridaceae*), увел. 8000. *5, 6* — внешний вид пыльцевых зерен (СЭМ): *5* — *Cycas glabra*, увел. 1500; *6* — *Mono-diletes* (*Medullosaceae*), увел. 1000.

К с. 17

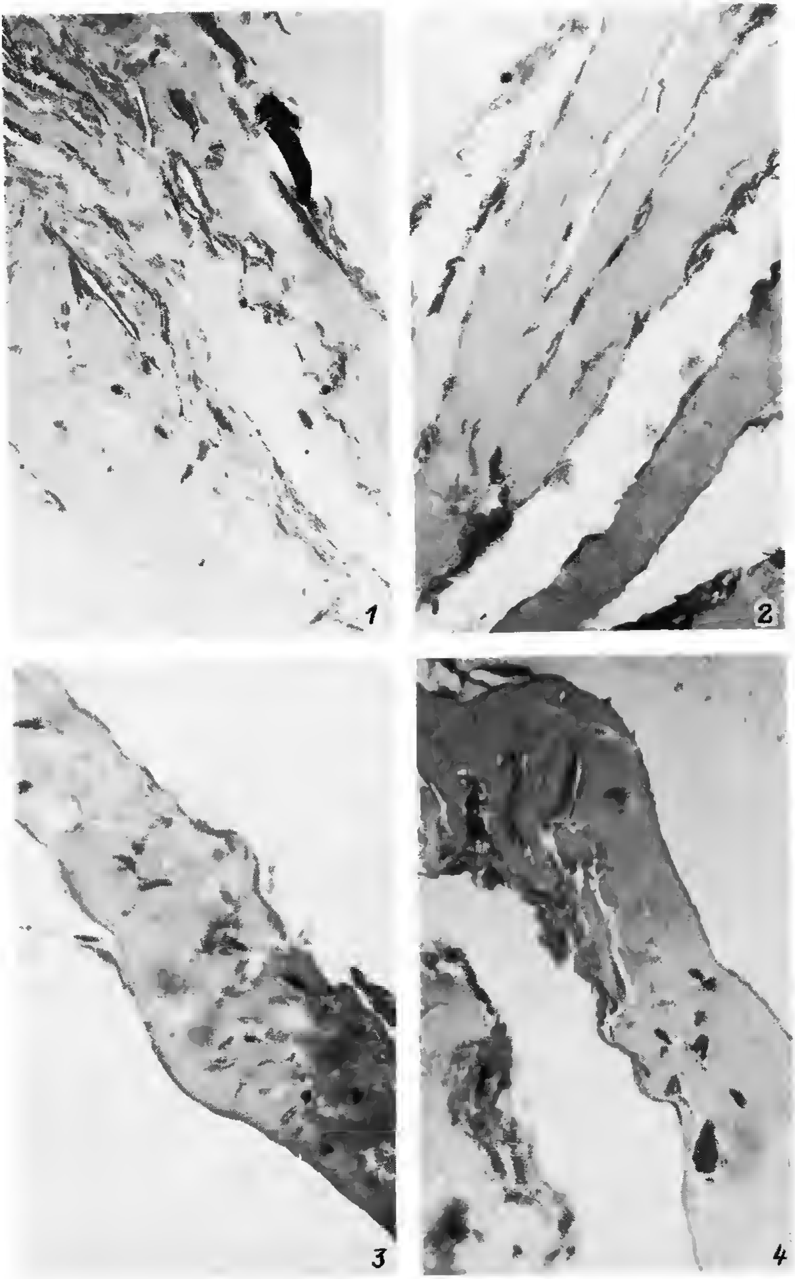


Таблица II.

Ультратонкие срезы спородермы (ТЭМ): *1, 3, 4* — *Cycas glabra*, увел. 10 000; 2 — *Bennettites medius*, увел. 20 000.

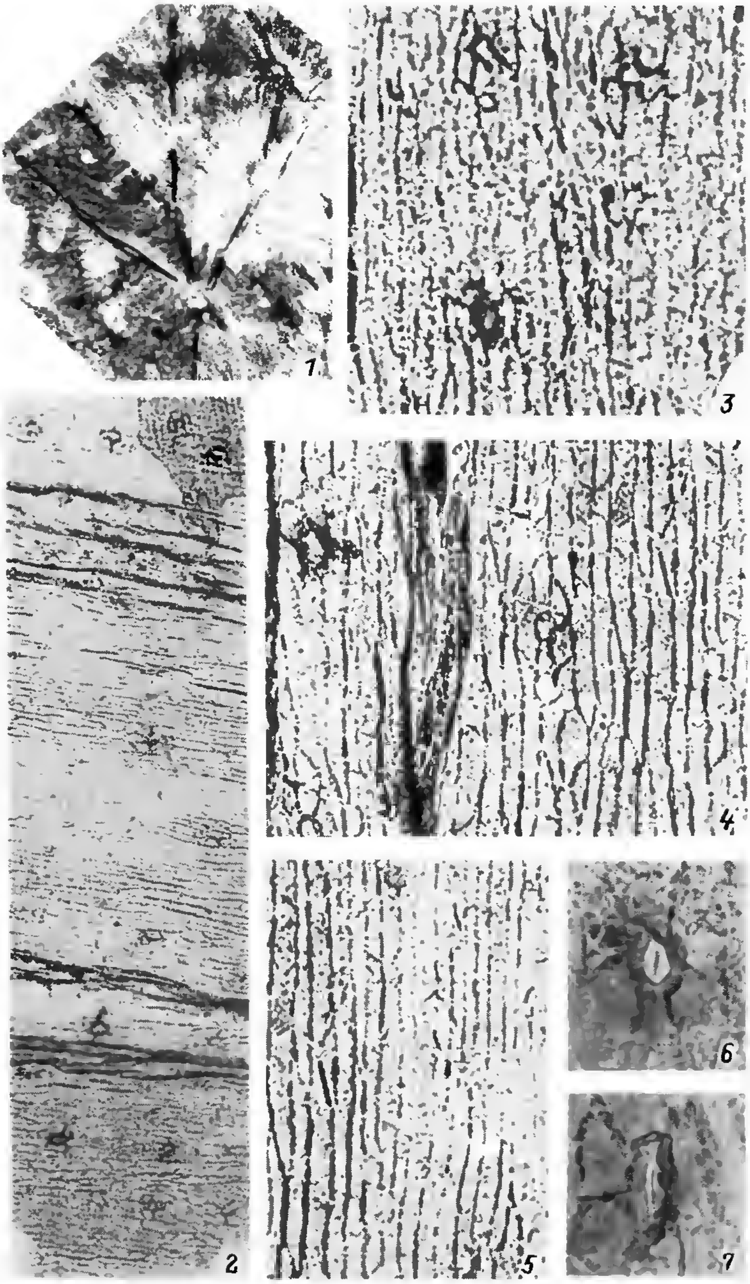


Таблица I. *Leptotoma borealis*.

1 — неполный лист, голотип, нат. вел., обр. 1112/38; *2* — неполная развернутая кутикулярная пленка, × 110; *3* — участок нижней эпидермы листа, × 210; *4* — полная боковая эпидерма листа и участок верхней эпидермы, × 210; *5* — участок центральной зоны верхней эпидермы листа, × 210; *6, 7* — устьичные комплексы, × 360. Все препараты с голотипа.

К с. 108

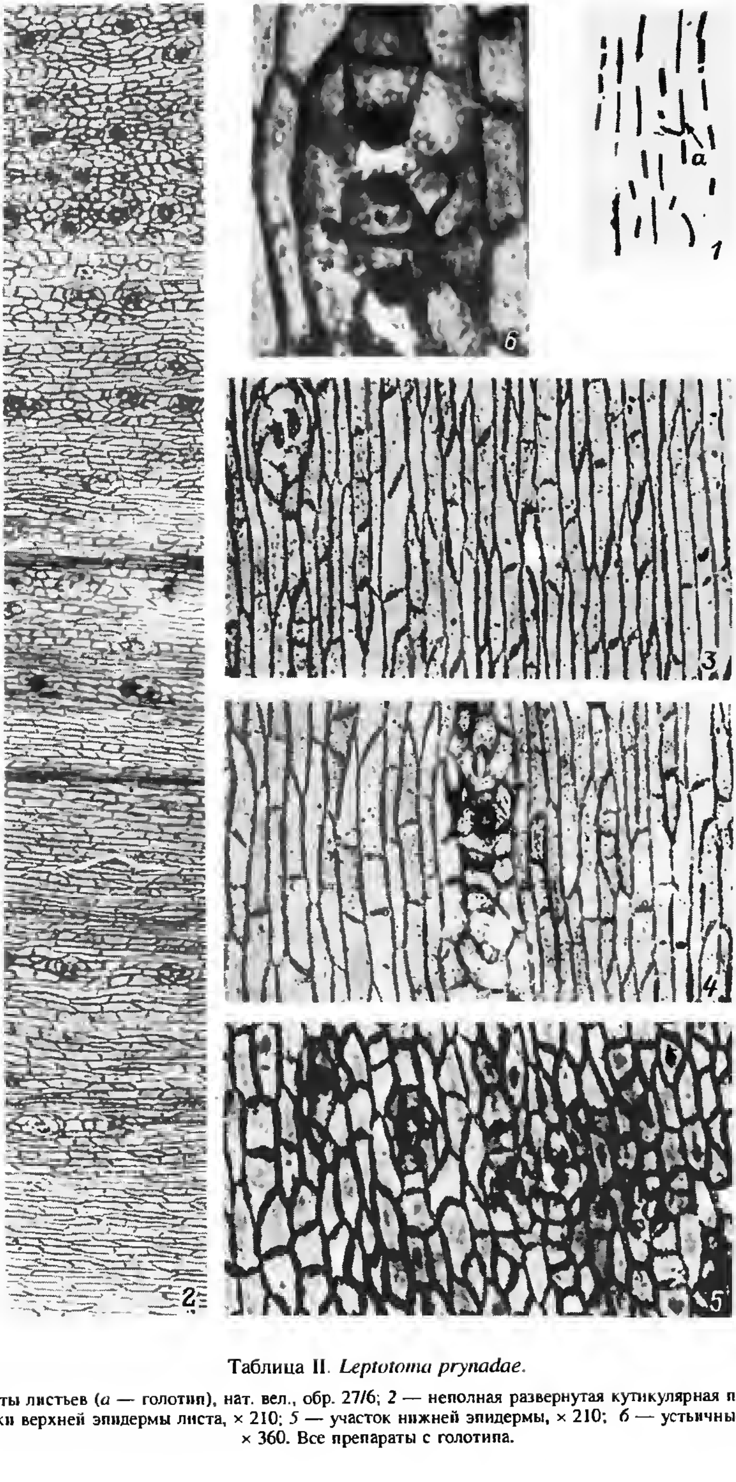


Таблица II. *Leptotoma prynadae*.

1 — фрагменты листьев (*а* — голотип), нат. вел., обр. 27/6; *2* — неполная развернутая кутикулярная пленка, × 110; *3* *4* — участки верхней эпидермы листа, × 210; *5* — участок нижней эпидермы, × 210; *6* — устьичные комплексы, × 360. Все препараты с голотипа.